PHYLOGENIE UND SYSTEMATIK DER TIPULIDAE

von

E. N. SAVTSHENKO

[Fauna Ukraini 14 (1), pp. 63—88 (1966)]

Deutsche Bearbeitung

von

B. THEOWALD

Instituut voor Taxonomische Zoölogie (Zoölogisch Museum), Plantage Middenlaan 64, Amsterdam

und

G. THEISCHINGER

Oberösterreichisches Landesmuseum, Museumstraße 14, Linz, Österreich

Mit fünf Abbildungen

Vorwort

In den letzten fünfzig Jahren ist von mehreren Spezialisten an der Taxonomie der Tipuloidea gearbeitet worden, wodurch sich die Zahl der bekannten Arten vervielfachte. In diesem Zeitraum erschienen auch die ersten Arbeiten über Anatomie, Vergleichende Morphologie, Physiologie, Cytologie und Biologie der Tipuloidea, und Larven, Puppen und Fossilien einer Reihe von Arten wurden bekannt. Unser Freund Eugen Nikolajewitsh Savtshenko hat als erster die Ergebnisse aller dieser Diziplinen zur Nachprüfung der Stammesgeschichte der Tipuloidea benützt, und damit einen wichtigen Beitrag zur Kenntnis der Phylogenie der Dipteren, von denen die Tipuloidea die älteste Gruppe darstellen, vorgelegt.

Diese Arbeit erschien ursprünglich in ukrainischer Sprache. Das Institut für taxonomische Zoologie der Universität von Amsterdam hat es Frau E. Hanicenko ermöglicht, sie wörtlich ins Holländische zu übersetzen. Basierend auf dieser Übersetzung haben wir mit freundlicher Mithilfe des Autors eine deutsche Bearbeitung fertiggestellt für diejenigen, die die ukrainische Sprache niet beherrschen.

Auf Vorschlag des Autors sind gegenüber der ursprünglichen Ausgabe einige kleine hauptsächlich nomenklatorische Änderungen eingearbeitet worden, wodurch die Arbeit wieder up to date ist. Die Figuren wurden von Herrn J. Zaagman (Institut für taxonomische Zoologie, Amsterdam) neugezeichnet und für diese Ausgabe fortlaufend numeriert.

Phylogenie und Systematik der Tipulidae

Die Tipulidae gehören zusammen mit den anderen Tipuloidea (Trichoceridae, Cylindrotomidae, Limoniidae, Tanyderidae und Ptychopteridae) zu der natürlichen Entstehungsgruppe der niederen Nematocera, die als monophyletisch gilt. Es ist deshalb zweckmäßig diese Familien nicht gesondert, sondern in ihrem Zusammenhang zu betrachten.

DIE PHYLOGENIE DER TIPULOIDEA

Die Tipuloidea gehören, wie alle anderen Dipteren, zu den Mecopteroidea oder der Panorpoiden-Gruppe der Insekten. Ihren Ursprung haben sie in den mesozoischen Panorpiden (Tillyard, 1918; Handlirsch, 1939).

Die Tipuloidea und die heutigen oder schon ausgestorbenen Panorpiden haben viele morphologische Merkmale gemeinsam, was auf nahe Verwandtschaft hinweist (Bodenheimer, 1924). Die Tipuloidea haben folgende ursprüngliche Merkmale, wenn auch in etwas abgeänderter Form, von den Panorpiden übernommen und behalten:

a. in beiden Geschlechtern dichoptische Augen und vielgliedrige Fühler mit etwa gleichgeformten Fühlergliedern;
b. ein ziemlich kompliziertes Flügelgeäder, besonders in den Hauptstämmen der Adern: Radius vierästig, eine m-cu-Querader, deutliche Reste eines zweiten Cubitus in Form einer Falte entlang cu_1 und zwei Analadern, außerdem das atavistische Vorkommen einiger anormaler Queradern — besonders in den radialen und medialen Zellen der Flügelspitze, wo solche auch bei den Urformen sehr lange gefunden wurden (Rohdendorf, 1960);
c. das sporadische, wahrscheinlich atavistische Vorkommen von Makrotrichien in den Flügelzellen bei Arten von Artengruppen, deren andere Arten alle unbehaarte Flügel haben (z.B. *Nephrotoma quadristriata* (Schummel) bei den Tipulidae); eine Querzeichnung der Flügel, die charakteristisch ist für einige Tipulidae (*Tipula trifasciata* Loew und andere), Limoniidae und Ptychopteridae;
d. eine V-förmige Quernaht am Mesonotum, die mit Ausnahme der Tipulidae nur bei wenigen anderen Gruppen von Nematoceren vorhanden ist (z.B. bei den Mycetophilidae), und bei Spezialisation der Dipteren verschwindet;
e. eines der zwei Meronen, die für die Panorpiden charakteristisch sind, ist bei vielen Limoniidae schon weitgehend reduziert und bei höher spezialisierten Dipteren verschwunden (Edwards, 1938).

Die phylogenetische Verwandtschaft der Tipuloidea mit den Panorpiden wird auch bestätigt durch das Vorhandensein von deutlich entwickelten Ozellen bei archaischen Gruppen (Trichoceridae) und von wenigstens rudimentären Ozellen (Slipka, 1950a, 1950b) bei höher spezialisierten Gruppen (Tipulidae); auch durch die homologe Innervierung und Befestigung der Flügel am Thorax bei beiden Gruppen (Zacwilichowski, 1933, 1934) sowie durch homologe Auswüchse an den Tergiten des Abdomens der Larven (Theowald, 1957). Auch die Ernährungsweise der Imagines der Tipulidae ist jener der Panorpiden ähnlich. Sie ernähren sich vom Nektar der Blumen, von Honigtau und von normalem Tau (Stitz, 1926).

Auf Grund von vergleichend-morphologischen und palaeontologischen Gegebenheiten (Martynowa, 1959; Rohdendorf, 1960, 1961, 1962 und 1964) sieht die Entwicklung der mesozoischen Panorpiden bis zu den primitiven Formen der Dipteren und von diesen bis zu den Tipulidae folgendermaßen aus.

Schon im Perm — vor wenigstens 225 Million Jahren — haben sich aus den palaeozoischen Panorpiden, gehörend zu den Permochoristidae, die Paratrichoptera entwickelt. Sie waren später in der Evolution des ganzen Panorpiden-

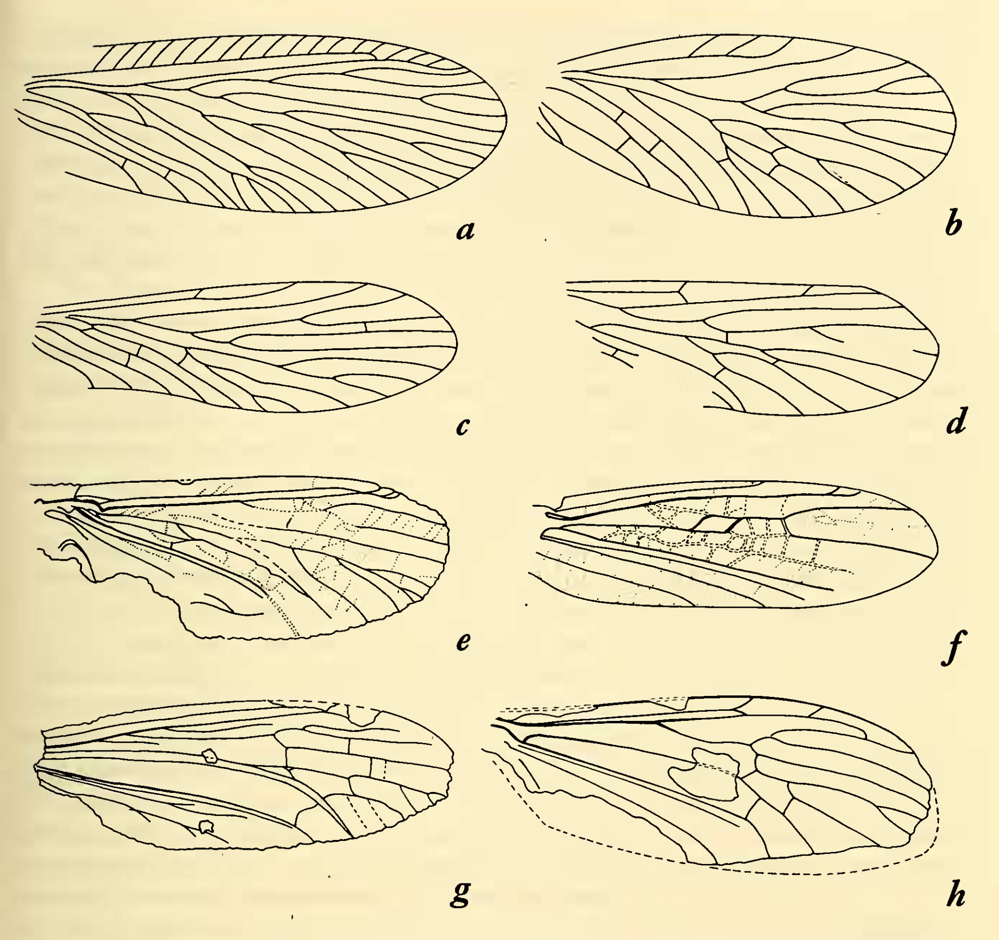


Abb. 1: Geäder der Vorderflügel einiger Ahnen der Tipulidae (nach Rohdendorf): *a* Panorpide aus dem Perm (Platychoristidae); *b, c* Panorpide aus dem Perm (Permochoristidae); *d* Panorpide aus dem Perm (Permotipulidae, Gattung *Permotipula*); *e, f* Archaische Zweiflügler aus dem Trias (Archidiptera) der Familie Dictyodipteridae; *g Diplarchitipula* Rohdendorf (Architipulidae); *h Architipula* Handlirsch (Architipulidae).

Komplexes der Insekten von großer Bedeutung. Diese Gruppe, gekennzeichnet durch eine große ökologische Plastizität, entwickelte sich schnell und breitete sich über immer mehr Biotope aus (Martynova, 1959). In dieser Gruppe begann die Reduktion der Hinterflügel, die schließlich zur Zweiflügeligkeit führte (Dipterismus). Die Vorderflügel der Paratrichoptera unterscheiden sich von denen der anderen palaeozoischen Panorpiden durch eine Anzahl von progressiven Merkmalen wie Kostalisation der Hauptstämme des Flügelgeäders, wodurch sich die Flügelmembran verschmälerte und die cubitalen Adern dicht aneinander zu liegen kamen, Differenzierung der Basis des Radius und Reduktion der Anzahl der Analadern bis auf eine oder zwei (Abb. 1: b, c). Im Gegensatz zu den archaischen Panorpiden aus dem Perm hatten die Paratrichoptera viel weniger

oder gar keine Queradern in den radialen und medialen Zellen der Flügelspitze. Gewöhnlich wurden aber wohl die m-cu Querader und die kleine Querader von den Vorfahren vererbt.

Manche Paratrichoptera-Arten waren, was die Flügeladerung anbelangt, den rezenten Tipulidae ziemlich ähnlich, ganz besonders die Panorpide *Permotipula patricia* Tillyard aus Ablagerungen des Ober-Perm in Australien (Abb. 4: d). Erst als festgestellt wurde, daß dieses Insekt zwei Flügelpaare hat (Tillyard, 1937), wurde es nicht mehr den echten Tipulidae (Tillyard, 1929), sondern den Panorpiden zugeordnet.

Wie auch die heutigen Panorpiden hatten die mesozoischen Arten der Paratrichoptera wahrscheinlich Larven mit vollständig entwickeltem Kopfskelett (eucephal), mit drei Paar gegliederten Thorakalbeinen und mit wenigstens einigen Paaren von Stigmenöffnungen am Hinterleib (peripneustisch). Es gibt genügend Evidenz anzunehmen, daß diese Insekten hygrophil waren und daß sie am Boden in der Nähe von Gewässern unter ziemlich feuchten Umständen umherkrochen (Martynova, 1959). Sie ernährten sich saprophag von verschiedenen schon in Verwesung übergegangenen organischen Bestandteilen und von abgestorbenen Moosblättchen, wenn möglich aber auch von frischem Moos, wie die Larven der heute in Australien vorkommenden Panorpiden-Art *Chorista australis* Klug (Essig, 1942) und die Larven vieler rezenter Tipuloidea einschließlich Tipulidae.

Es ist nicht auszuschließen, daß schon bei den Paratrichoptera im Larvenstadium die Tendenz zu einer amphibischen Lebensweise bestand. Die Larven krochen nicht mehr am Bodem umher, sondern in einer mehr oder weniger verschlammten dünnen Substanz, was ihre Bewegungen erschwerte und langsamer machte (Rohdendorf, 1964). Im Verlauf der weiteren Evolution der ancestralen Formen der Tipuloidea könnte diese Tendenz — die sich in bestimmten morphologischen Anpassungen manifestierte — die Ursache gewesen sein, daß die Larven der Tipuloidea denen der Bibionidae ähnlich wurden; bei den Bibionidae sind der Kopf noch eucephal und die Stigmenöffnungen noch peripneustisch, gegliederte Thorakalbeine fehlen aber, weil sie beim Leben in einer halbflüssigen Substanz funktionell nicht brauchbar sind.

Nach Martynova (1959) haben sich wahrscheinlich aus den Paratrichoptera — nach Verlust der Hinterflügel in der Trias — die ersten primitiven Archidiptera entwickelt, die dem Flügelgeäder nach den Tipuloidea ähnlicher waren als den Paratrichoptera. Kennzeichnend für die Flügel der primitiven Diptera sind der hohe Grad der Versteifung des Flügelvorderrandes, die Differenzierung der Dicke der Hauptstämme der Längsadern, die weitere Reduktion und schließlich die Änderung von cu_2 in eine cu_1 entlang laufende Falte (Abb. 1: e, f).

Von den nur fossil bekannten Archidiptera ist, betreffend die Phylogenie der Tipuloidea, die Familie der Dictyodipteridae aus der Trias von Issyk-Kul in Kazakstan wohl am interessantesten. Rohdendorf (1960, 1964) meint, daß in der Trias in dieser Familie die Grundlage gelegt wird für die echten Zweiflügler (Eodiptera) mit an der Basis verschmälerten und länglichen Flügeln; in den ersten Evolutionsstadien war, was die Flügeladerung anlangt, die Tendenz zur Reduktion der Queradern am Ende des medialen Flügelfeldes kennzeichnend.

Die ersten mesozoischen Eodiptera hatten wie die Archidiptera wahrscheinlich noch Larven des Bibioniden-Typs, die in sehr feuchtem, an organischen Stoffen reichem Schlammboden und möglicherweise auch in seichtem Wasser lebten.

Rohdendorf (1962, 1964) sieht die überaus primitiven Eodiptera als Ahnformen einerseits der Tipuloidea — diese entwickelten sich weiter, lieferten aber keine auf höherem Evolutionsniveau stehenden Nachkommen — und anderseits der Bibionidae, von denen alle höher entwickelten Familien der rezenten Diptera abstammen.

Das Entstehen der Tipuloidea aus den primären Eodiptera fand in der Trias statt. Ihre primitivste Familie sind die Architipulidae, von denen Rohdendorf (1964) alle rezenten Tipuloidea ableitet. Die Architipulidae hatten wie alle heutigen Tipuloidea die charakteristische Verschiebung von r_{2+3} zu r_4 in Richtung Flügelspitze und r_2, der am Ende nicht mit dem Flügelrand sondern mit r_1 verbunden war (Hennig, 1954). Überdies zeichneten sich die Architipulidae durch einen ziemlich langen Radius aus und die primitiveren Formen durch überzählige Queradern im medialen Spitzenfeld der Flügel und manchmal auch durch Verzweigung der Adern m_4 und cu (Abb. 1: g, h). Was die Aderung der Flügel betrifft, unterschieden sie sich nur wenig von den rezenten Tipulidae; deshalb war Handlirsch (1908), der diese Familie beschrieben hat, nicht ganz sicher, ob diese Gruppe wohl den Status einer Familie verdiente oder nicht. Weil er nicht wußte, welcher Gruppe der heutigen Tipulidae er sie am besten zuordnen sollte, hat er sie als Familie aufgeführt (Handlirsch, 1925, 1939).

Schon in der Ober-Trias waren die Architipulidae von wenigstens drei Familien mit einigen Arten vertreten (Rohdendorf, 1964) und im Unter-Jura — besonders im Lias von Deutschland — mit zehn Familien und ziemlich vielen Arten (Handlirsch, 1908, 1939), jedoch mit Ausnahme einiger Arten, die von Bode (1953) beschrieben wurden, weil es zweifelhaft ist, ob diese Arten überhaupt zu dieser Gruppe beziehungsweise zu den Tipulidae gehören.

Der bedeutenden systematischen Differenzierung der Architipulidae, die sie noch vor dem Lias in der Ober-Trias erreicht haben, muß zweifellos ein langfristiger Entwicklungsprozeß der Urformen dieser Familie vorausgegangen sein. Es ist deshalb sehr wahrscheinlich, daß sich die Architipulidae schon viel früher als eine gute Familie gebildet haben, als sie fossil belegt sind, wahrscheinlich schon irgendwann in der Mittel-Trias. Darauf weist die hohe Spezialisation des Flügelgeäders der Architipulidae hin (z.B. das Verschmelzen von m_1 und m_2 bei einigen Formen); ihrem Flügelgeäder nach stehen manche Architipulidae sogar höher als manche rezenten Tipulidae (Hennig, 1954).

Beim Entstehen der direkten Ahnen der rezenten Tipuloidea aus den Urformen der Eodiptera, das mit den Anpassungen ihrer Larven an eine amphibische Lebensweise Hand in Hand ging (Giljarow, 1949), muß die Morphologie der Larven, besonders ihrer Atmungsorgane, wesentlich verändert worden sein. Aus den ursprünglichen peripneustischen Formen sind wahrscheinlich amphipneustische entstanden, die am Vorder- und Hinterende des Leibes ein Paar Stigmenöffnungen hatten, und von diesen wieder metapneustische Formen mit Stigmenöffnungen nur am Hinterende des Abdomens, was für alle rezenten

Tipuloidea mit Ausnahme von einigen Limoniidae (*Antocha*) kennzeichnend ist. Bei diesen ging die Anpassung an das Wasserleben noch weiter, indem apneustische Larven mit völlig isoliertem Tracheensystem ohne Stigmenöffnungen entstanden.

Daß die Larven der Stammformen der Tipuloidea amphipneustisch waren, zeigt sich aus vergleichend anatomischen Untersuchungen (Slipka, 1952). Wie man weiß, steht bei den Insekten mit jedem Paar funktioneller Stigmenöffnungen einer Queranastomose in Verbindung, die in der Körperhöhle die zwei Hauptstämme des Trachealsystems miteinander verbindet. Gleichzeitig mit der Reduktion der Stigmenöffnungen verschwinden auch die Queranastomosen. Bei den metapneustischen Larven der Tipuloidea bleibt nur die Queranastomose im analen Abdominalsegment erhalten, wo sich auch noch funktionelle Stigmenöffnungen befinden. Bei den Larven von *Tipula maxima* Poda, die zu den primitiveren Formen der Tipulidae gehört, wurde aber noch ein zweite Queranastomose festgestellt; diese Anastomose befindet sich im vordersten Teil des Leibes, gleich hinter der Basis des Kopfes, d.h. gerade an der Stelle, an der sich bei den primitiven Formen — soferne sie amphipneustisch waren — das vorderste Paar der Stigmenöffnungen befunden haben sollte.

Als Nachkommen der peri- und amphipneustischen Landformen sollen die metapneustischen Larven aller primitiven Tipuloidea als sekundäre Wasserorganismen angesehen werden. Es gibt keinen Zweifel an ihrem sekundärem Wasserleben, weil sie ein gut entwickeltes Trachealsystem haben, das an das Atmen von atmosphärischer Luft angepaßt ist (Gilgarow, 1949).

Die Tatsache, daß die Tipuloidea als sekundäre Wasserorganismen als ein gesondertes Taxon von höherem Rang gerade in der Trias entstanden sind, ist ganz verständlich. Die Trias war eine der meist geokraten Perioden der Erdgeschichte; in dieser Zeit fand die Regression des Meeres statt und in Zusammenhang damit eine weitgehende Aridisation des Klimas am Festland, das in dieser Zeit den größten Teil der Erdkugel bedeckte (Sinitzyn, 1962). Durch den starken Rückgang einerseits der Luftfeuchtigkeit anderseits des Grundwasserspiegels müssen für das Leben der ancestralen Formen der Tipuloidea, die in allen ihren Entwicklungsstadien sehr hygrophil sind, äußerst ungünstige Umstände entstanden sein. Gegen diese widrigen Umstände muß es für die Vorfahren der Tipuloidea schon in der Unter-Trias Alternativen gegeben haben: entweder sich an aride Umstände anpassen, zeitweise in kleinen Überlebenszonen verbleiben, die noch feucht genug sind, oder aussterben. Die Evolution der Ahnen der Tipuloidea aus der Trias lief wahrscheinlich in Richtung einer Änderung und Anpassung des Organismus an die veränderten Umstände, wobei sie kleine Überlebenszonen, in denen die ökologische Situation am wenigsten verändert war, benützten.

Die ursprüngliche Richtung einer solchen Anpassung war bei den Paratrichoptera aus der Trias sicher die Tendenz zur Entwicklung der Zweiflügeligkeit, was zum Entstehen der zweiflügeligen Insekten führte. Nach Rohdendorf (1964) hat die Zweiflügeligkeit die Möglichkeiten zum Fliegen bedeutend vergrößert und dadurch die Überlebenschancen der spezialisierten Paratrichoptera und der

archaischen Zweiflügeligen vergrößert; die Zweiflügeligkeit hat die Emigration von trockeneren zu feuchteren Biotopen und das Suchen nach den feuchtesten Zonen — günstig für Eiablage und Entwicklung der praeimaginalen Stadien dieser hygrophilen Organismen — auf den großen Flächen erleichtert.

Eine andere Erscheinung dieses Anpassungsprozesses, die sich wahrscheinlich gleichzeitig vollzog, war die Tatsache, daß die Larven der Ahnen der Tipuloidea die Bodenschichten wechselten, ein Prozess, der auch heute in unserer rezenten Fauna bei Schwankung von Feuchtigkeit zu bemerken ist (Gilgarow, 1951). Die Larven der ersten Zweiflügeligen und vielleicht auch ihrer direkten panorpiden Ahnen sind vom Leben auf der Bodenoberfläche zum Leben innerhalb feuchter Moorböden übergegangen und das ist so geblieben bis zur Trennung der ursprüngliche Eodiptera in die Untergruppen der Tipuloidea und der Bibionidea und bei den Bibionidea bis in unsere Zeiten.

Im ersten Stadium der Evolution der Tipuloidea hatten die Larven dieser Untergruppen sich wahrscheinlich als besserer Form zum Benützen guter Überlebenszonen erst dem Leben und der Entwicklung in mit Wasser gesättigten Moorböden angepaßt und erst später eine Lebensweise direkt an den Ufern von seichtem Wasser angenommen; in Zusammenhang damit bildete sich die Untergruppe der Tipuloidea mit den für sie charakteristischen Larven, die die sekundäre Eigenschaft entwickelten, im Wasser zu leben, aber den Sauerstoff aus der Luft zu atmen.

Es ist interessant, daß der Übergang vom Leben auf dem Lande zum Leben im Wasser zusammen mit dem Entstehen von bestimmten hygromorphen Anpassungen als Art des Überlebens bei ungünstigen ariden Umständen auch bei manchen Wirbeltieren festgestellt wurde. Die Labyrinthodonten aus der Trias wurden bei Mangel an Feuchtigkeit gezwungen das Land zu verlassen und ins Wasser zurückzukehren, es erfolgte die Umänderung ihrer Gliedmaßen in Flossen (Sinitzyn, 1962).

Die Bildung der Tipuloidea in der Trias kann als ein interessantes Beispiel dafür dienen, wie — bei wesentlicher und dauerhaften Umänderung der Umwelt über große Flächen der Erde, wobei der Widerspruch zwischen den Anforderungen der Tiere an ihre Umwelt und den dort gegebenen Möglichkeiten verschärft wird — eine tiefgreifende Verzerrung und Umbildung der genetischen Basis verursacht wurde, und in der Folge davon im Evolutionsprozess der Tierwelt das Entstehen von Taxen höheren Ranges und von qualitativen Umänderungen in der Fauna des Festlandes stattfand.

Die Phylogenie der Tipulidae

Es gibt keinen Zweifel, daß die Tipulidae wie alle anderen rezenten Tipuloidea von den mesozoischen Architipulidae abstammen (Rohdendorf, 1964). Es bleibt aber eine offene Frage, ob es eine direkte phylogenetische Relation gibt zwischen den Tipulidae und Architipulidae, oder ob sich aus letztgenannter Gruppe erst eine neue uns noch unbekannte Gruppe entwickelt hat und später aus dieser die der Tipulidae.

Die primitivsten Familien der heutigen Tipuloidea sind die Familien Tany-

deridae, Trichoceridae und Ptychopteridae, Edwards (1926) meint, die Trichoceridae haben ziemlich viele Übereinstimmungen mit eventuellen ancestralen Formen der Tipulidae. Diese drei Familien sind aber morphologisch sehr isoliert von den Tipulidae und nach Rohdendorf (1964) schon viel früher aus den Architipulidae entstanden als die Tipulidae (Abb. 2). Deshalb ist die Meinung, daß sie vielleicht die direkten Ahnen der Tipulidae sind, unbegründet.

Die Limoniidae und die Cylindrotomidae sind näher miteinder verwandt; beide werden manchmal zu derselben Gruppe, den Polyneura gerechnet. Von diesen beiden Familien sind nach Lameere (1906) die Limoniidae die primitivere. Nach dem Flügelgeäder stehen sie jedenfalls den ältesten Zweiflügeligen näher als die Tipulidae. Fast alle Limoniidae haben z.B. die Ader sc_1, die bei den Cylindrotomidae eine Tendenz zur Reduktion sehen läßt und bei den Tipulidae meistens gar nicht vorhanden ist. Bei einigen primitiven Gruppen der Limoniidae hat r_2 die Form einer langgestreckten Ader, und die primären Verzweigungen von

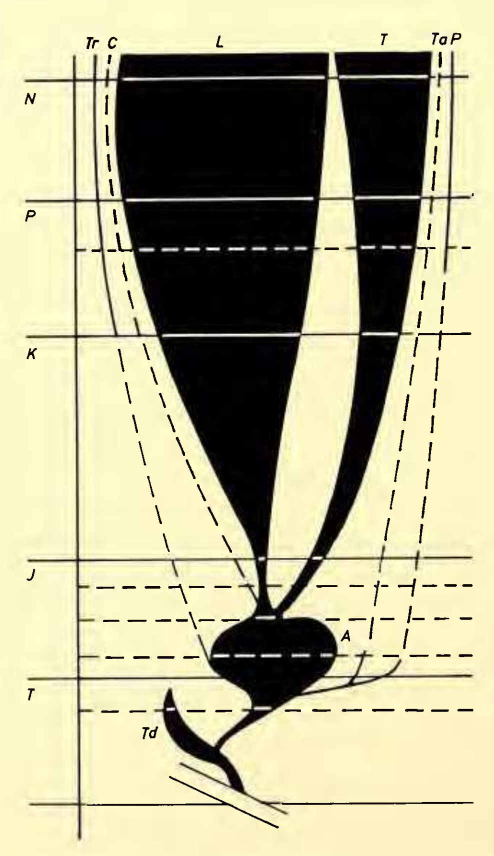


Abb. 2: Schema der phylogenetischen Beziehungen zwischen den Familien der Tipuloidea und ihren direkte Ahnen. Geochronologische Perioden: T - Trias; J - Jura; K - Kreide; P - Palaeogen; N - Neogen. Familien: Td - Tipulodictyidae; A - Architipulidae; Tr - Trichoceridae; C - Cylindrotomidae; L - Limoniidae; T - Tipulidae; Ta - Tanyderidae; P - Ptychopteridae. (Nach Rohdendorf).

rs in r_{2+3} und von dieser in r_2 und r_3 und auch die Verzweigung von r_{4+5} in r_4 und r_5, die für die Flügel der Tanyderidae kennzeichnend, aber bei allen rezenten Tipuloidea und insbesondere bei den Tipulidae nicht vorhanden ist, sind erhalten geblieben. Manche Limoniidae (z.B. die Pediciinae) haben als Larven noch eine normal entwickelte Kopfkapsel, die bei den Tipulidae immer primäre Reduktionsmerkmale zeigt.

Wahrscheinlich auf Grund dieser Tatsachen sieht Alexander (1920) die Tipulidae und auch die Cylindrotomidae als Seitenast an, der sich nicht direkt von den archaischen Tipuloidea abspaltet, sondern irgendwo an der Basis des genealogischen Stammes der Limoniidae. Hennig (1954) stellt die Hypothese auf, daß die Tipulidae mit bestimmten Gruppen der Limoniidae verwandt sind, eine Verwandschaft, die wahrscheinlich viel näher ist, als man heute allgemein annimmt.

Die Verwandtschaft zwischen Tipulidae und Limoniidae zeigt sich aus zahlreichen vergleichend morphologischen Tatsachen. Es ist z.B. allgemein bekannt, daß die primitiven Dolichopezinae nach ihrem Bau den Limoniiden ähnlich sind. Nach Byers (1961) haben die Eilarven des primitiven Genus *Oropeza* fast denselben Bau des analen Segmentes wie die Larven der Limoniiden-Gattungen *Limnophila* und *Pseudolimnophila*. Bei den Larven der Tipulidae aus den tropischen Gattungen *Brachypremna* und *Megistocera* sind die Scheiden der Maxillarpalpen nicht hakenförmig gekrümmt wie bei fast allen Arten der anderen Gattungen dieser Familie, sondern gerade wie bei den Limoniidae. Diese und zahlreiche andere Tatsachen zeugen aber nicht so sehr für die Abstammung der Tipulidae von den Limoniidae, als vielmehr für gemeinsame Ahnen. Die wesentlichen Unterschiede zwischen Tipulidae und Limoniidae sind sicher nicht kleiner und auch nicht größer als ihre gemeinsamen Merkmale, wobei gerade die Unterscheidungsmerkmale für die Phylogenie wichtiger sind als die Übereinstimmungen.

Die Entwicklung dieser beiden Familien ist ganz verschieden. Die Tipulidae sind durch Anpassung nur Hygro-, Helo-, Geo- und Xylobionten geworden, während die Limoniidae, für die ein breiter ökologischer Bereich typisch ist, fast alle Möglichkeiten benützen, die die Umwelt ihnen bietet. Außer den obengenannten ökologischen Typen, die sie mit den Tipulidae gemeinsam haben, sind bei den Limoniidae auch die höchsten Formen ökologischer Spezialisation bekannt, wie Entwicklung in den höheren Formen der Pilze (Lindner, 1958a), in Blättern von lebenden Pflanzen (Swezy, 1915), im Boden mit Salzgehalt bis 16‰ (Slipka, 1959) und sogar im offenen Meer (Tokunaga, 1940). Als Resultat dieser breiten adaptiven Radiation ist wahrscheinlich einerseits die größere morphologische Verschiedenheit, anderseits die größere Artenzahl der Limoniidae in unserer heutigen Fauna, verglichen mit der Artenzahl der Tipulidae, zu deuten.

Im Gegensatz zu den Eiern der Tipulidae, die — von einigen Ausnahmen abgesehen — lackschwarz sind, mit strukturlosem Chorion und manchmal mit fadenförmigen Anhang, was bei keiner der anderen Familien der Tipuloidea vorkommt, sind die Eier bei den Limoniidae (Lindner, 1958) und auch bei den

Cylindrotomidae (Peus, 1952) fast immer hell gefärbt, halbdurchsichtig und haben oft ein netzförmiges Chorion, ererbt von den Panorpiden (Stitz, 1926).

Das anale Segment der Tipulidenlarven hat fast immer sechs fleischige Randlappen um das Stigmenfeld, bei den Limoniidae sind es nicht mehr als fünf. Phylogenetisch ist dies besonders wichtig, weil es darauf hinweist, daß im Larvenstadium, was die Struktur des Analsegmentes betrifft, die Tipulidae näher

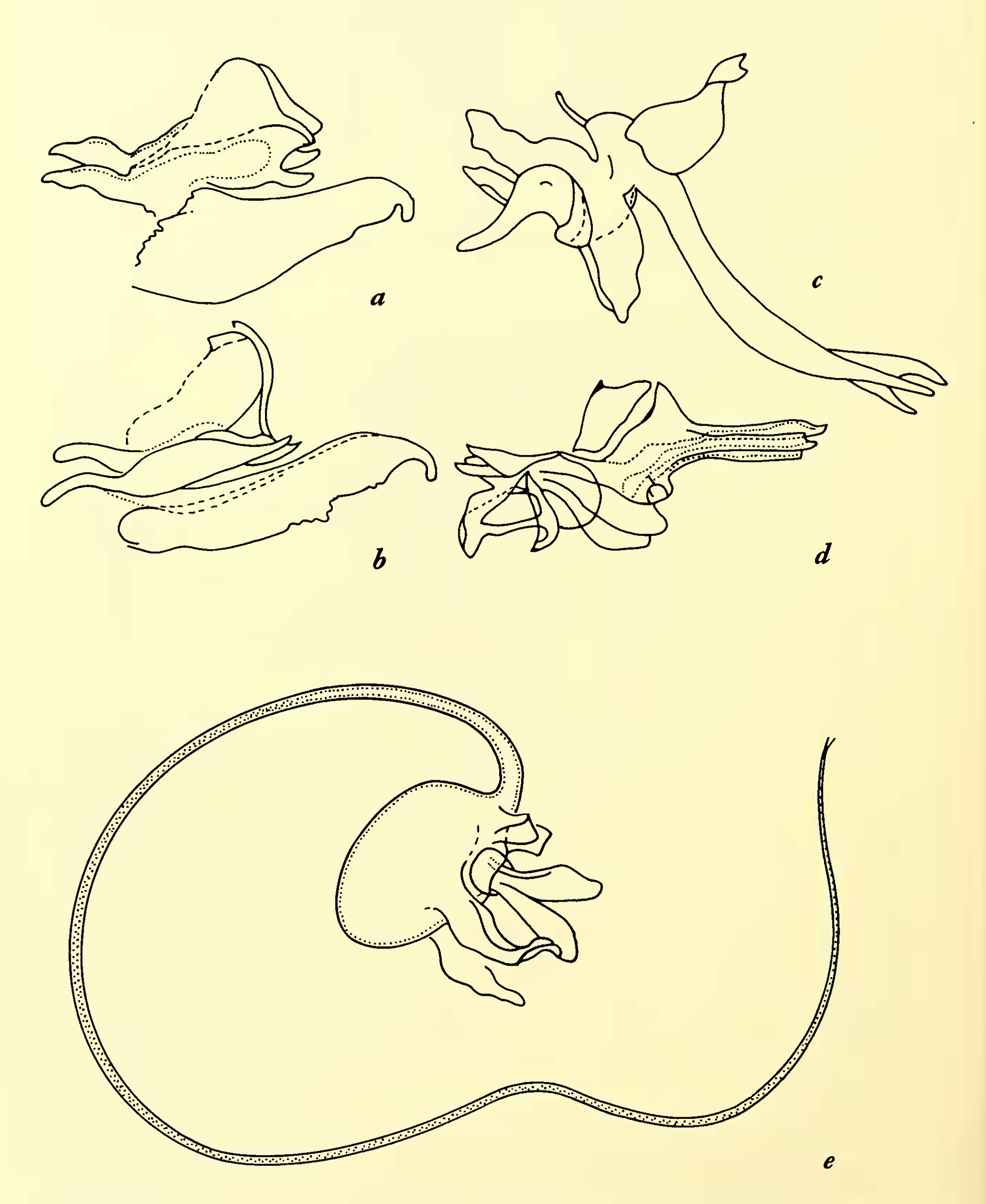


Abb. 3: Aedeagus von der Seite: *a, b* Limoniidae; *c, d* Cylindrotomidae (nach Peus); *e Tipula paludosa* Meigen.

dem Bibioniden-Typ stehen als den Limoniidae. Die Larven der Bibionidae haben im Analsegment ebenfalls sechs fleischige Fortsätze, die pleuralen nicht mitgerechnet (Theowald, 1957), und die Reduktion von sechs auf fünf ist zweifellos sekundär, was die direkte Abstammung der Tipulidae von den Limoniidae wenig wahrscheinlich macht.

Nach Edwards (1938) sind die männlichen Imagines der Tipulidae, was den Bau der inneren Geschlechtsorgane betrifft, sowohl von den Limoniidae als auch von den Cylindrotomidae verschieden; meistens wird dieser Tatsache nur wenig Aufmerksamkeit geschenkt, obwohl der Bau des Hypopygs von großer Wichtigkeit ist zur Feststellung von Verwandtschaften innerhalb die Familie Tipulidae. Bei den Tipulidae, *Prionocera* Loew ausgenommen, hat die Samenblase keine feste Verbindung mit dem Adminiculum und der fadenförmig gebogene Penis ist besonders lang und wächst von der Samenblase nach vorne (Abb. 3: e). Die Limoniidae und Cylindrotomidae aber haben eine feste Verbindung zwischen Samenblase und Adminiculum und einen verhältnismäßig kurzen Penis, der von der Samenblase nach hinten ragt (Abb. 3: a-d). Die Verbindung zwischen Samenblase und Adminiculum wird durch Parameren, die an den Apodema der Samenblase befestigt sind, bewerkstelligt, und nicht durch eine direkte Verbindung der Äste des Adminiculums an den Seiten der Samenblase wie in der Gattung *Prionocera* (Tjeder, 1948).

Nach interessanten Beobachtungen von White (1949) gibt es einen großen Unterschied zwischen Tipulidae und Limoniidae, was die Cytologie betrifft. Obwohl es keinen Zweifel gibt über den monophyletischen Ursprung der Tipuloidea, nehmen unter ihnen cytologisch die Limoniidae eine ganz eigene Stellung ein. Sie haben mehr gemeinsam mit den Culicidae und Psychodidae, während die anderen Tipuloidea — nach White — näher den neuropteroiden Ahnen der Zweiflügeligen stehen.

Es gibt deshalb nur wenige Tatsachen, auf Grund derer wir die Tipulidae als einen jüngeren und höher spezialisierten Ast der Limoniidae ansehen können; wohl aber müssen wir mit Hennig (1950) erkennen, daß die Tipulidae und die Limoniidae wahrscheinlich zwei Schwestergruppen sind, die einander an der Basis begegnen, d.h. an der Stelle, an der die Verzweigung ihres ancestralen gemeinschaftlichen genealogischen Stamms stattfand.

Im phylogenetischen Schema der Tipulidae (Abb. 2) läßt Rohdendorf (1964) die Tipulidae unabhängig von den Limoniidae und den Cylindrotomidae von den Architipulidae entstehen, obwohl die Ursprünge dieser drei Familien sich nah zusammen auf dem gemeinsamen Stamm befinden.

Die meisten Architipulidae aus der Ober-Trias und dem Jura haben sc am Ende nicht mit r_1 verbunden, sondern via sc_1 mit dem Flügelvorderrand; sc_2 war bei ihnen vermutlich gar nicht vorhanden, was für die Limoniidae charakteristisch ist, und zwar im Gegensatz zu den Tipulidae, die sc_2 immer haben aber nur selten überdies sc_1. Deshalb sind als Ahnen der Tipulidae nur einzelne Arten der Gattung *Architipula* Handlirsch möglich (z.B. *A. clara* Handlirsch aus dem Lias), die eine zweiästige sc hatten. Aber auch diese Arten underscheiden sich von den heutigen Tipulidae durch ein ziemlich spezialisiertes Flügelgeäder. Bei ihnen war z.B. die

Zelle M_1 schon gestielt, während von den rezenten Tipulidae die Gattungen *Nephrotoma* und *Nigrotipula* die primitivere ungestielte M_1, begrenzt durch m_1 und m_2 bewahrt haben.

Wahrscheinlich gibt es aber unter die Architipulidae auch noch andere nicht aufgefundene Formen, aus denen sich die Tipulidae entwickelt haben können.

Es gibt leider kein palaeontologisches Material, auf Grund dessen das geologische Alter der Tipulidae festgestellt werden kann. Die ältesten fossilen Arten dieser Familie wurden in Europa entdeckt, im Übergang von Eozän und Oligozän (Alexander, 1931; Theobald, 1937), aber schon in größerer Anzahl und ziemlich heterogen, was ihre Merkmale und systematische Stellung betrifft. In dieser Zeit war die Familie schon differenziert in Subfamilien und Gattungen, unter denen auch heutige vorhanden sind (z.B. *Tipula* von den palaearktischen und *Megistocera* und *Brachypremna* von den tropischen Gattungen). Aus dem ziemlich langsamen Evolutionstempo der systematischen Gruppen von höherem Rang und auch aus der Tatsache, daß sogar die Mehrzahl der heutigen Insektengattungen aus dem Palaeozän herstammen (Handlirsch, 1913, 1939) kann geschlossen werden, daß die Tipulidae aus dem Palaeozän das Resultat einer ziemlich langen historischen Entwicklung dieser Familie sind, die nicht nur den Anfang des Tertiär umfaßte, sondern auch einen beträchtlichen Teil des Mesozoikum. Auf mesozoisches Alter der Tipulidae weisen auch zoogeographische Tatsachen hin, insbesondere die fast universelle Verbreitung der Familie über die Welt und die Anwesenheit mancher ihrer Gattungen (z.B. *Dolichopeza*) in Australien, das zu Anfang des Känozoikums die Verbindung mit den anderen Kontinenten verlor. Das Nichtauffinden von Tipulidae in palaeontologischem Material aus Jura und Kreide stellt ihr mesozoisches Alter nicht in Frage, weil die fossile Dipteren-Fauna aus dem späten Mesozoikum noch kaum studiert worden ist.

Nach dem phylogenetischen System von Rohdendorf haben sich die Tipulidae nicht später als im Mittel-Jura (Dogger), vielleicht schon im Unter-Jura (Ober-Lias), entwickelt. Letzteres ist am wahrscheinlichsten. Wenn das stimmt, dann sind die Tipulidae schon wenigsten 160—170 Millionen Jahre alt.

Das Mittel-Jura mit humidem, ziemlich feuchtem undifferenziertem Klima und homogener Flora (Sinitzyn, 1962) war sehr geeignet für die Entwicklung und Verbreitung der archaischen Tipuliden über die Welt. Die archaischen Tipulidae, dendrophile und ziemlich hygrophile Insekten, haben damals wahrscheinlich die feuchten subtropischen und tropischen Wälder bevölkert; als Larven lebten sie wie ihre Ahnen der Familie Architipulidae an den Ufern von seichtem Wasser oder in amphibischen Umständen. Die sekundär bodenbewohnenden Arten, die in unserer heutigen Fauna den Großteil des Artenbestandes ausmachen (in Ukraine z.B. 74%), waren damals wahrscheinlich noch gar nicht vorhanden. Unter Berücksichtigung der palaeontologischen Funde aus dem Jura von Kara-Tau, in welcher Fauna die Nematocera 87% aller entdeckten zweiflügeligen Insekten sind, und unter denen die Tipuloidea eine der individuenreichsten Gruppen waren (Rohdendorf, 1947), kann man annehmen, daß die Tipulidae im Jura eine bedeutende Entwicklung erreicht haben.

Der Prozess des sekundären Übergangs der Tipulidae von hydro- und amphi-

bionter zu geobionter Lebensweise hat wahrscheinlich nicht vor Ende des Ober-Jura angefangen, als die humide Phase in der Erdgeschichte sich wieder in eine aride änderte; dieser Prozess dauerte während der ganzen Unter-Kreide, als auf der Erde eine aride Geokratie herrschte, die aber nicht so extrem war wie in der Mittel-Trias.

Es ist nicht unwahrscheinlich, daß gerade in der Kreide sich die wichtigsten der heutigen Formen der Tipulidae mit ihren sekundär amphibionten und geobionten Larven entwickelten. Die Änderung des ökologischen Milieus der Larven und im Zusammenhang damit ihre morphologischen Anpassungen — verursacht durch Ausbreitung des Festlandes und eine übereinstimmende Ausbreitung des Landklimas — fand nach Giljarow (1949) als Gefolge des Austrocknens der kleinen Wasserflächen und der seichten Stellen an den Ufern größerer Seen statt, wo sich vorher die archaischen Tipulidae entwickelten. Beim Übergang der Larven der Tipulidae, die bis heute das metapneustische Atmungssystem beibehalten haben, zum Bodenleben fand einerseits eine Reduktion des Haarsaums am Rande des Stigmenfeldes und damit parallel eine Reduktion der Analkiemen statt, anderseits eine Entwicklung zur Anpassung an das Bewegen in mehr oder weniger festem Substrat durch Bildung zum Teil sklerotisierter, größenmäßig differenzierter Randlappen um das Stigmenfeld.

Es soll bemerkt werden, daß der Übergang der Tipulidae zum Leben im Boden im Larvenstadium über eine amphibische Umwelt nicht der einzige Weg war, sondern nur einer von vielen in der Evolution zur terrestrischen Lebensweise im Mesozoikum. Einen anderen Weg, der wahrscheinlich auch bedeutungsvoll für die archaischen Tipulidae war, kann man sich so vorstellen: erst im gesättigten Moos im Wasser, dann zum Teil in etwas trockenerem Moos und zum Teil im Wasser, dann im Moos auf dem Lande, und schließlich im Boden. Die große Bedeutung der Moose einerseits in der Evolution der Landflora und anderseits in der Verbreitung vieler Wassertiere ist bekannt. Ein interessantes Beispiel dieser Evolutionsfolge geben die heutigen Arten der Untergattung *Savtshenkia*, in der alle Übergangsformen zu finden sind. Die Larven von *Tipula rufina* Meigen (Theowald, 1957) z.B. können direkt im Wasser leben, die Larven von *T. simulans* Savtshenko und *T. cheethami* Edwards leben in mit Wasser gesättigtem, untergetauchtem Moos, aber sie sind auch imstande, sich in sehr feuchten Landmoosen zu entwickeln. Die meisten *Savtshenkia*-Arten werden in mehr oder weniger feuchten Landmoosen gefunden, aber einige von ihnen, wie *alpium* Bergroth und *benesignata* Mannheims & Theowald können sich auch in ziemlich trockenem Moos entwickeln (Theowald, 1957; Savtshenko, 1963). Schließlich bevorzugen manche der höchstspezialisierten Arten wie *odontostyla* Savtshenko trockene Moose und leben auch unter Moos im Boden. Auch darin ist eine Tendenz zu sehen zum Übergang zu einer geobionten Lebensweise (Savtshenko, 1964a).

Gleichzeitig mit dem Entstehen der terrestrischen Larven haben sich als zweite Möglichkeit zur Lösung der Gegensätze zwischen Hygrophilie der Familie und Aridisation der Umwelt in der Unter-Kreide die xylobionten Familiengruppen entwickelt, die in faulendem Holz leben. Auf den ersten Blick scheint es naheliegend, daß die xylobionten Arten sich aus den terrestrischen entwickelt haben,

weil es keinen prinzipiellen Unterschied gibt zwischen den letzteren und den xylobionten, was ihre trophischen Bindungen betrifft (Brauns, 1953). Das Vorhandensein eines rudimentären Haarsaums um das Stigmenfeld bei den Larven der ziemlich archaischen xylobionten *Ctenophora*-Arten aber weist darauf hin, daß ihre Ahnen nicht im Boden gelebt haben, sondern amphibisch waren oder sogar im Wasser lebten. Es ist möglich, daß die Geokratie der Unteren Kreide infolge des schnellen Austrocknens von kleinen Wasserflächen — in denen sich die Larven der archaischen Tipulidae entwickelten — diese zum Teil zwang, sich nicht nur an neue Lebensumstände im Boden anzupassen, sondern auch nach anderen lokalen Überlebenszonen zu suchen, wie Mikro-Wasserbehältern, die in den Höhlen von Bäumen in tropischen und subtropischen Wäldern entstanden (Rohnert, 1950). Es ist bekannt, daß sich in solchen Behältern eine interessante Fauna entwickelt, zu der auch Tipulidae gehören. Anfangs suchten die archaischen hydrobionten Tipulidae Versteck gegen Hitze und Feuchtigkeitsmangel, versteckten sich in Baumhöhlen und fingen dort mit dem Ablegen der Eier in Wasserbehälter an, in denen sich dann die normale postembryonale Entwicklung vollzog. Mit Zunahme der Aridisation der Umgebung trockneten die Behälter in den trockenen Perioden wahrscheinlich schnell aus, wodurch die Larven der Tipulidae trocken lagen, bevor sie sich verpuppten. Die Jüngeren von ihnen starben, die Entwicklung der Älteren jedoch ging weiter, weil die Reste der Pflanzen, die in den Baumhöhlen waren, noch einige Zeit feucht blieben. So wurden die hydrobionten Formen allmählich saproxylobiont, wobei sich dieser Prozess in ökologischer Hinsicht kaum vom Evolutionsprozess der terrestrischen Formen dieser Familie unterschied.

Die Bildung mancher geo- und saproxylobionter Gruppen dieser Familie in der Kreide-Zeit ist gesichert durch systematische und zoogeographische Evidenz, insbesondere durch das Vorkommen der gleichen Formen einerseits in jenen systematischen Gruppen von Tipulidae, deren Verbreitung auf mesozoisches Alter deutet (*Dolichopeza* und einige orientalische Ctenophorinae), anderseits bei den Tipulidae von Südostasien, wo sich die Fauna im Mesozoikum kaum änderte.

Die Blütezeit der Tipulidae war in der ersten Hälfte des Tertiär, als in der Landfauna die Nematocera allmählich von den Brachycera ersetzt wurden. Im Ober-Eozän wie auch im Oligozän von Europa gab es ziemlich viele Arten, die hauptsächlich zu rezenten Gattungen gehörten (Alexander, 1931; Theobald, 1937). Außer den ausgestorbenen Gruppen der Gattung *Tipula* (*Electrotipula* und andere) waren im Paläogen wahrscheinlich auch schon Untergattungen da, die heute zur Fauna von Südostasiens zählen (Savtshenko, 1961).

Im Paläogen hat die Familie der Tipulidae ihre primär hygrophilen Merkmale beibehalten. Am Ende des Paläogens, im Ober-Oligozän von Zentraleuropa zum Beispiel, waren die Biotope, in denen die meisten Tipuliden lebten, die Gegenden mit feuchten moorartigen Wäldern oder Sträuchern (Statz, 1943—1944).

Wichtige Änderungen, was die weitere ökologische Spezialisation anlangt, gab es im Neogen, insbesondere am Ende des Miozäns und im Pliozän, als in den gemäßigten Breiten von Eurasien Abkühlung und insbesondere Aridisation des Klimas (Ekman, 1935; Wulf, 1944) Hauptfaktoren der Evolution waren. Seit der

zweiten Hälfte des Neogen entwickelten sich die Anpassungen der Tipulidae, wie die aller Tipuloidea (Peus, 1952), beim Übergang von feuchten zu trockenen Lebensumständen und anschließend daran ihre ökologische Spezialisation dergestalt, daß sie allmählich unabhängig von der Feuchtigkeit ihrer Umwelt wurden.

Resultat davon war einerseits eine erhebliche Verarmung der Familie — ihr Anteil an der heutigen Fauna z.B. ist nur etwa 3.9% (etwa 3200 Arten) der Gesamtanzahl der heute bekannte Diptera (81.000 Arten) — anderseits entstand in der Familie eine Reihe spezialisierter Gruppen von meso- und xerophilem Typus auf Kosten der hygrophilen, helobionten und geobionten Gruppen. Wie zoogeograpische Tatsachen zeigen, haben sich fast alle mehr oder weniger trockenheitsliebenden systematischen Gruppen der Tipulidae, zu denen zum Beispiel die Untergattungen *Pterelachisus, Oreomyza, Vestiplex, Lunatipula* und *Odonatisca* der Gattung *Tipula* gehören, gerade während des Neogen zu eigenen Taxa entwickelt, und manche von ihnen, wie *Lunatipula,* erreichten ihren größte Blütezeit erst am Ende des Tertiär oder vielleicht noch später, als nicht nur alle rezenten Untergattungen, sondern auch schon eine Reihe von rezenten Arten der Tipulidae vorkamen (Savtshenko, 1961, 1964).

Es ist interessant, daß während des Tertiär und des Quartär, die zusammen mehr als 150 Millionen Jahren währten, die Tipulidae sich verhältnismäßig wenig differenzierten und morphologisch veränderten, ausgenommen eine Anzahl unbedeutender Merkmale, die in Imago oder Larve als Anpassungen an das Leben in mehr oder weniger ariden Umständen entstanden. Dies deutet auf großen Konservativismus, auf langsames Tempo und auf Einseitigkeit der Evolution der Tipulidae hin, wahrscheinlich allgemeine Merkmale für die Mehrzahl von archaischen und geologisch älteren Gruppen von Organismen. Es gibt aber auch Grund zur Vermutung, daß die Tipulidae, wie alle Tipuloidea (Rohdendorf, 1947) eine Restgruppe der Diptera sind, die sich mit Ausnahme von stark spezialisierten Gattungen und Untergattungen heute in einem Zustand von Regression und allmählichem Aussterben befinden. Darauf weist auch das Vorkommen einer verhältnismäßig großen Anzahl von systematisch stark isolierten kleine Gattungen mit sehr beschränktem Verbreitungsgebiet innerhald der Familie Tipulidae — in gemäßigten wie in tropischen Zonen unserer Erdkugel — hin. Es verdient Beachtung, daß die höchstspezialisierten xerophilen Untergattungen, die sich am besten an die heutigen Lebensumstände angepaßt haben, heute die systematisch meist differenzierten und artenreichsten Gruppen sind (*Vestiplex, Lunatipula*). Das Beispiel der Tipulidae deutet darauf hin daß die Regel von Roz über progressive Reduktion der Veränderlichkeit, nach der das Evolutionspotential der Organismen mit dem Niveau ihrer Spezialisation nicht wächst, sondern absinkt, nicht in allen Fällen stimmt.

Infrafamiliäre phylogenetische Beziehungen

Die Verhältnisse innerhalb der Familie Tipulidae sind noch nicht klar. Edwards (1926) — betreffend die Phylogenie der Nematocera — glaubt, daß die hydrobionten Nematocera sich aus den geo- und xylobionten entwickelt haben. Diese Ansicht wird von ihm gestützt auf die Tatsache, daß die verhältnismäßig wenigen

Gruppen von hydrobionten Formen unter den Nematocera meistens Merkmale hoher Spezialisation zeigen, während die weniger spezialisierten Formen sich in humusreichem Boden oder in faulendem Holz entwickeln.

Diese betreffend die Nematocera von Edwards unterstützte Annahme kann nicht als Ausgangspunkt dienen zur Analyse der phylogenetischen Verhältnisse der Tipulidae, weil sie mit vergleichend morphologischer Evidenz und auch mit der Entwicklungsgeschichte der Familie im Widerspruch steht. Die Tatsache, daß alle Tipulidae ohne Ausnahme, ungeachtet ihrer ökologischen Spezialisation, im Larvenstadium metapneustisch sind und außerdem die bei ihnen herrschende Tendenz in der Evolution von humiden zu ariden Lebensumständen deuten darauf hin, daß zu den weniger-spezialisierten und deshalb zu den Urformen in der Familie nicht die geo- und xylobionten sondern die hydro- und helobionten gehören. Dies schließt nicht aus, daß manche heutige hydro- und helobionte Gruppen dieser Familie nicht nur wenigspezialisierte sondern auch hochspezialisierte Merkmale haben, und daß im Gegensatz dazu die geo- und xylobionten Formen auch wenigspezialisierte Merkmale zeigen können. Das kommt, weil die Evolution bei den verschiedenen Gruppen in dieser Familie sich erstens ungleichmäßig und in ungleichem Tempo vollzog und zweitens nicht geradlinig sondern nach dem Typ der dichotomen Verzweigung der Taxa.

Auf Grund eines Vergleichs der Gruppen der Tipulidae untereinander und auch auf Grund von Vergleichen mit ihren panorpiden- und bibioniden-ähnlichen Ahnen können nachfolgende plesiomorphen und apomorphen Merkmale aufgestellt werden. Die Terminologie plesiomorph und apomorph wird benutzt nach den Auffassungen von Hennig (1950).

Plesiomorph	Merkmale	Apomorph
	Ei	
Länglich		Kurz, manchmal kugel- oder linsenförmig
Netzartiges Chorion		Strukturloses Chorion
Kein Eifilament		Eifilament vorhanden
	Larve	
Dorsal mit dunklen Streifen oder Flecken.		Dorsal einfarbig.
Fingerförmige, undifferenzierte und beiderseits nur schwach sklerotisierte dorsale und laterale Randlappen um das Stigmenfeld.		Länglich konische, differenzierte und mehr oder weniger sklerotisierte (manchmal zu Stacheln modifizierte) dorsale und laterale Randlappen um das Stigmenfeld.
Ein Haarsaum am Rande des Stigmenfeldes.		Kein Haarsaum am Rande des Stigmenfeldes.
Analkiemen vorhanden.		Keine Analkiemen.

(Plesiomorph)	(Merkmale)	(Apomorph)
Deutliche Ausstülpungen um die Analöffnung.		Kaum oder keine Ausstülpungen um die Analöffnung.
Zweites und drittes Makrochaet links und rechts am Hinterrand der abdominalen Tergite nah zusammen.		Zweites und drittes Makrochaet links und rechts am Hinterrand der abdominalen Tergite weit auseinander.
	Puppe	
Ziemlich viele kleine Dörnchen an den Hinterrändern der letzten abdominalen Sternite.		Eine konstante Zahl von größeren Dornen an den Hinterrändern der abdominalen Sternite.
	Imago	
Ozellen rudimentär.		Ozellen fehlen.
Geißel der Antennen mit zylinderförmigen Gliedern oder gesägt.		Geißelglieder an der Basis verdickt oder kammförmig verzweigt.
Flügelfläche mit Mikrotrichien.		Flügelfläche nackt.
Ader sc_1 und/oder überzählige Querader anwesend.		Keine Ader sc_1 und keine überzählige Querader.
Flügel quergestreift oder gefleckt.		Flügel einfarbig.
Zelle M_1 ungestielt.		Zelle M_1 gestielt oder die Adern m_1 und m_2 verschmolzen.
Lange dünne fadenförmige Beine.		Beine kürzer und dicker.
Beim Männchen sind 9. Tergit und 9. Sternit deutlich getrennt.		Beim Männchen sind 9. Tergit und 9. Sternit ohne Naht ringförmig miteinander verschmolzen.
Deutlich differenzierter Basistylus.		Basistylus undeutlich oder reduziert.
Id einfach gebaut.		Id kompliziert gebaut.
8. Sternit beim Männchen undifferenziert.		8. Sternit beim Männchen kompliziert gebaut mit Anhängen oder Ausstülpungen.
Langgestreckter sklerotisierter Ovipositor mit deutlich entwickelten Hypovalven.		Verkürzter fleischiger Ovipositor mit reduzierten Hypovalven.
9. Tergit beim Weibchen normal entwickelt.		9. Tergit beim Weibchen reduziert.

Biologie

(Plesiomorph)	(Apomorph)
Hydro- und hygrophile Arten.	Meso- und xerophile Arten.
Die Eier werden einzeln oder in Klumpen abgelegt.	Viele Eier werden zusammen in tieferen Bodenschichten abgesetzt.
Die Larven entwickeln sich im Wasser oder in mit Wasser gesättigtem Boden (Moorgebiete, feuchtes Moos).	Die Larven entwickeln sich in trockenerem Boden oder in faulendem Holz.
Die Larven ernähren sich von faulenden organischen Stoffen oder von Moos.	Die Larven ernähren sich von lebenden höheren Pflanzen.
Der Entwicklungszyklus ist bivoltin oder polyvoltin.	Der Entwicklungszyklus ist monovoltin.
Entwicklung ohne Diapause.	Entwicklung mit Diapause.

Bemerkung: In Anbetracht der Tatsache, daß bei den Larven der Bibionidae die dorsalen und lateralen Randlappen um das Stigmenfeld auch länglich-konisch sind, glaubt Theowald (1957), daß diese Form bei den Tipulidae die primitivste darstellt. Ich bin damit nicht einverstanden, weil die Form dieser Randlappen bei den primären Bodenlarven der Bibionidae und den sekundären Bodenlarven der Tipulidae nicht homolog sondern analog entstanden ist. Sie sind konvergent entstanden als Anpassung an gleichartige Lebensumstände in einem dichten Substrat.

Die meisten plesiomorphen Merkmale haben die Dolichopezinae, zu denen in unserer Fauna die Gattung *Dolichopeza* gehört. In dieser Tribus findet bei den Arten der Gattung *Megistocera* Wiedemann (tropisch) die ganze praeimaginale Entwicklung im Wasser statt (Rogers, 1949). Die hygromorphen Larven von *Megistocera* haben das Stigmenfeld am primitivsten gebaut, was sie vielleicht noch von den archaischen Tipulidae aus dem Mesozoikum geerbt haben. Stigmenfeld und Randlappen sind mit langen Haaren gesäumt. Die Flügel sind mit Mikrotrichien bedeckt, wodurch sie gegen das naßwerden geschützt sind. Die starke Beziehung zum Wassermilieu bei *Megistocera* wird auch aus der Tatsache sichtbar, daß die Weibchen zum Absetzen der Eier und auch zur Ruhe auf der Wasseroberfläche sitzen können, wobei sie sich mit den außerordentlich langen Beinen stützen.

Als meist plesiomorphe Tribus der Familie haben die Dolichopezinae sehr viele Merkmale mit den Limoniidae gemeinsam, was sich bei manchen von ihnen im Bau des analen Segmentes der Eilarven, in den geraden statt hakenförmig gekrümmten Scheiden der Maxillarpalpen, im ziemlich einfachen Bau des Hypopygs der Männchen und bei vielen Gattungen auch im Vorhandensein einer normal entwickelten sc_1 zeigt.

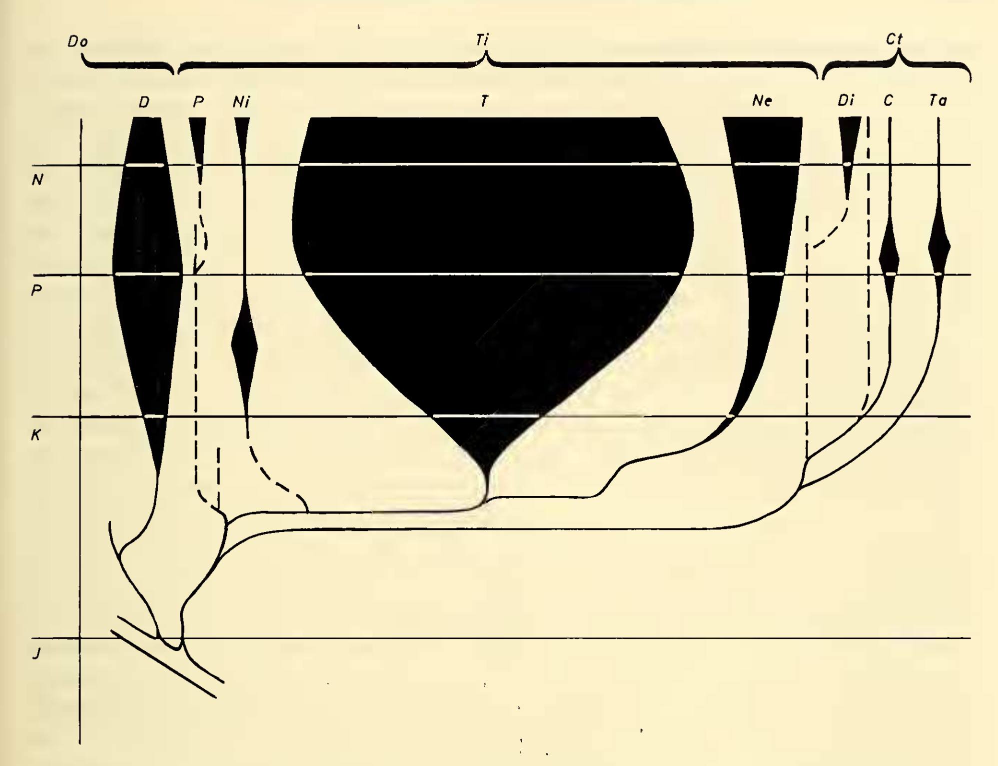


Abb. 4: Hypothetisches Schema der phylogenetischen Verhältnisse zwischen den Unterfamilien und Gattungen der Tipulidae: Die Namen der Perioden sind wie in Abb. 3 abgekürzt. Unterfamilien: Do - Dolichopezinae; Ti - Tipulinae; Ct - Ctenophorinae. Gattungen: D - *Dolichopeza;* P - *Prionocera;* Ni - *Nigrotipula*; T - *Tipula;* Ne - *Nephrotoma;* Di - *Dictenidia;* C - *Ctenophora;* Ta - *Tanyptera.*

Die zu unserer Fauna zählende Gattung *Dolichopeza* gehört nicht zu den primitiven, sondern zu den mehr apomorphen Gruppen der Dolichopezinae; sie zweigte irgendwann um Mitte Kreide ab und spezialisierte sich mehr in Richtung Anpassen an aridere Umstände. Die larvale Entwicklung findet nicht mehr im Wasser, sondern in feuchten Landmoosen statt. Die Larven haben längliche, fast konische Randlappen und einen kurzen Haarsaum um das Stigmenfeld und verhältnismäßig kurze Analkiemen und zeigen den apomorphen Typ der Chaetotaxie; die Puppen haben kurze, am Ende gebogene Mesothorakal-Hörner, wie sie bei den meisten Tipulidae vorkommen, und die Imago hat eine offene Diskoidalzelle durch teilweise reduzierte m_3. In vielen Fällen unterscheidet sich *Dolichopeza* sogar durch eine größere Apomorphie von manchen anderen Gattungen der Tipulidae in unserem Faunengebiet, was die Möglichkeit einer direkten phylogenetischen Verbindung mit ihnen ausschließt (Abb. 4).

Ziemlich nah verwandt mit den primitiven Dolichopezinae ist die Gattung *Prionocera* der Tipulidae. Die Larven leben an den Wurzeln von Wasserpflanzen (Theowald, 1957) oder im Wasser (Nielsen, 1954). Der Bau ihres analen Segmentes ist ebenso plesiomorph wie in der Gattung *Megistocera.* Die Puppen haben an den

Hinterrändern der abdominalen Segmente viele kleine Dörnchen, die charakteristisch sind für die plesiomorphen Formen der Tipulidae, und die Imago hat rudimentäre Ozellen und ein ganz einfach gebautes Hypopyg (Tjeder, 1948). Damit erinnert sie an die Dolichopezinae und auch an die Limoniidae. Die Imagines haben aber auch apomorphe Merkmale. Sie haben zum Beispiel die für die anderen Tipulinae typische Flügeladerung. Manche anderen Merkmale wie die dunkle Färbung und die Behaarung des Leibes, die Entwicklung in moorigen Biotopen des nördlichen Typs und die Verbreitung überwiegend in höheren Breiten, wo die Fauna noch ziemlich jung ist, deuten auf verhältnismäßig hohe Apomorphie der Gattung *Prionocera,* die wahrscheinlich nicht vor dem Ende des Neogen entstand und möglicherweise erst im Pleistocän ihre Blütezeit erreichte. Eine derartige Kombination von plesiomorphen und apomorphen Merkmalen bei *Prionocera* muß als Nachweis gedeutet werden, daß diese Gattung phylogenetisch mit einer sehr alten und primitiven, den Dolichopezinae nah verwandten Gruppe dieser Familie, die schon in der Kreide von ihnen abzweigte, verbunden ist; sie war schon im Palaeogen ein ganz unabhängiger Zweig und starb am Anfang des Neogen aus, als eine neue geokrate Phase in der Erdgeschichte anfing. Es blieb nur ein kleiner spezialisierter Seitenzweig übrig (Abb. 4), der sich zur Gattung *Prionocera,* angepaßt an das Leben im kalten nordborealen Klima, entwickelte.

Von den primitiven Gruppen der Dolichopezinae zweigten wahrscheinlich schon in der Kreide die ancestralen Formen der anderen Gattungen der Tipulinae unseres Faunengebiets ab, wie die Ahnen von *Nigrotipula, Tipula* und *Nephrotoma,* die zusammen einen ziemlich natürlichen genetischen Komplex bilden.

Die Gattung *Nigrotipula* hat bei den Larven plesiomorphe und apomorphe Merkmale. Plesiomorph ist zum Beispiel bei den Larven das Vorhandensein eines reduzierten Haarsaums am Unterrand des Stigmenfeldes; apomorph sind das Fehlen einer hydro- oder hygromorphen Anpassung und die geobionte Lebensweise. Die Imago hat noch eine ziemlich plesiomorphe Flügeladerung, für die eine ungestielte oder nur kurz gestielte Zelle M_1 kennzeichnend ist; das Hypopyg ist ganz einfach gebaut. All dies deutet darauf hin, daß der Ursprung dieser Gattung in der Nähe einer primitiven alten Gruppe der Tipulinae, die wahrscheinlich noch helobionte Larven hatte, zu suchen ist. Es ist interessant zu wissen, daß die *Nigrotipula*-Arten die gleiche Kombination einer Reihe von Merkmalen haben wie die Gattungen *Tipula* und *Nephrotoma.* Mit der ersteren haben sie die Lage von sc_2 im Bezug auf die Basis von rs, die Anzahl von tibialen Spornen (1-2-2) und den Bau des Prothorax der Larven gemeinsam, mit *Nephrotoma* die kurze Schnauze, eine ungestielte Zelle M_1, den mit mikroskopischen Dörnchen versehenen Einschnitt am Hinterrand des 9. Tergits bei den Männchen und die Anzahl der Dornen an den Hinterrändern der abdominalen Tergite bei der Puppe. Es muß deshalb angenommen werden, daß die ancestralen Formen, aus denen sich die Gattung *Nigrotipula* entwickelt hat, vom gemeinsamen Stamm der Tipulinae vor dem Divergieren in die Gattungen *Tipula* und *Nephrotoma* abzweigten und auch, daß diese ancestralen Formen, die schon lange ausgestorben sind, keine apomorphen Merkmale hatten, wie sie später während des Anpassungsprozesses der Annahme einer geobionten

Lebensweise gegenüber einer Änderung der palaeogenen Sumpfmoore im Torfboden in der Gattung *Nigrotipula* entstanden sind.

Über den monophyletischen Ursprung der Gattungen *Tipula* und *Nephrotoma*, die soviele Merkmale mit den Dolichopezinae, aber auch untereinander gemeinsam haben, gibt es keinen Zweifel. Gemeinsam sind für sie sogar Merkmale wie der Typ der Körperfärbung und die Stelle der Abzweigung der Ader r_1, beides spezifisch für beide Gattungen. Der lackglänzende Thorax ist nicht nur charakteristisch für die Gattung *Nephrotoma*, sondern auch für manche auf Grund anderer Merkmale in die Gattung *Tipula* gehörende Arten, zum Beispiel die in die palaearktische Untergattung *Dendrotipula* gehörende nordchinesische *T. hoi* Alexander und insbesondere für die Arten der nearktischen Untergattungen *Nephrotomodes* und *Nobilitipula*. Die Stelle des Verzweigungspunktes der Ader m_{3+4} an der Basis der Diskoidalzelle ist nicht auf die Gattung *Tipula* beschränkt, sondern kommt ausnahmsweise auch bei manchen charakteristischen Arten der Gattung *Nephrotoma* vor (Edwards, 1928).

Die Gattung *Tipula* zweigte wahrscheinlich in der Kreide vom Hauptstamm der Tipulinae und später, irgendwann am Ende des Palaeogens oder am Anfang des Neogens, erreichte sie ihre größte Polymorphie und Differenzierung (Abb. 4). Obwohl das Genus *Nephrotoma* denselben Ursprung hat wie die Gattung *Tipula*, zweigte es wahrscheinlich nicht am Ende des Mesozoikums oder am Anfang des Palaeogen direkt von *Tipula* ab, sondern von irgendeiner mehr plesiomorphen ausgestorbenen Zwischengruppe der Tipulinae, die wahrscheinlich nahe verwandt war mit der von Alexander (1931) beschriebenen Untergattung *Electrotipula*, gefunden im baltischen Bernstein, deren einzige bekannte Art (*E. pinetorum* Alexander) im Flügelgeäder Merkmale sowohl von *Tipula* und als auch von *Nephrotoma* zeigt.

Obwohl *Nephrotoma* einen ziemlich hohen Grad von ökologischer Spezialisation erreichte, erlangte diese geobionte Gattung nicht den Umfang und den Grad der Differenzierung der Gattung *Tipula*; dies kann einerseits durch das jüngere geologische Alter, anderseits durch den engeren ökologischen Bereich ihrer Anpassungen bedingt sein. Das fast völlige Fehlen von Fossilien, die zur Gattung *Nephrotoma* gehören, ist wohl ein Hinweis darauf, daß in der Vergangenheit diese Gattung nie artenreich war und wahrscheinlich nie eine derartige Blütezeit erreichte wie in unserer heutigen Fauna.

Die einheimischen Gattungen *Ctenophora* und *Tanyptera*, die ein natürlicher Komplex von Arten mit gekämmten Geißelgliedern sind, sind innerhalb dieser Familie durch die höchste ökologische Spezialisation gekennzeichnet: ihre Larven sind saproxylobiont, die der *Tanyptera*-Arten sogar fakultativ xylobiont. Im imaginalen Stadium sind diese Gattungen überwiegend apomorph. In der Gattung *Ctenophora* zum Beispiel ist der Bau der id sehr kompliziert apomorph und bei den spezialisierten Arten der Gattung *Tanyptera* sogar das ganze Hypopyg. Gleichzeitig zeigen die Arten dieser Genera auch viele plesiomorphe Merkmale: kurze Schnauze, oft ungestielte oder kurzgestielte Zelle M_1 und einen ziemlich primitiv gebauten Basistylus als Imagines, außerdem als Larven und Puppen einen primitiven Typ von Chaetotaxie. Phylogenetisch hat ein plesiomorphes Merkmal

wie das Vorhandensein eines Haarsaums um das Stigmenfeld bei den Larven von *Ctenophora* große Bedeutung. Es deutet darauf hin, daß die Gattung *Ctenophora* und damit alle nah miteinander verwandten Ctenophorinae, nicht von den apomorphen geobionten, sondern von den plesiomorphen helobionten Gruppen dieser Familie abzweigten. Es ist wahrscheinlicher, daß sich die Ctenophorinae aus einer primitiven amphibischen oder sogar aus einer im Wasser lebenden ancestralen Form entwickelt haben, die im Mesozoikum von den Dolichopezinae abzweigte und sich später sowohl zu Tipulinae als auch zu Ctenophorinae entwickelte (Abb. 4).

Die frühesten archaischen Ctenophorinae hatten wahrscheinlich — wie die heutigen Arten der Gattung *Dictenidia* — an der Basis und am Ende jedes Geißelgliedes Fortsätze, die sich aus den proximalen und distalen Verdickungen dieser Segmente, die kennzeichnend sind für viele Tipulidae, entwickelt haben. Es gab dabei eine Verschiebung eines Teiles der Wirtelhaare zum Ende des unteren Fortsatzes. Im weiteren Evolutionsprozess, in dem die Geißelglieder durch Spaltung eines oder beider Fortsätze komplizierter wurden, entstanden die Formen mit drei (*Tanyptera*) oder vier (*Ctenophora*) Fortsätzen an jedem Geißelglied.

Am meisten plesiomorph und wahrscheinlich am ältesten unter den Ctenophorinae unseres Faunengebietes ist aber doch wohl die Gattung *Ctenophora* und nicht die Gattung *Dictenidia.* Es gibt keinen Zweifel, daß *Ctenophora* irgendwo in den gemäßigten Teilen von Ostasien zu Ende des Mesozoikums oder am Anfang des Tertiär als unabhängiges Taxon abzweigte. Was die Gattung *Dictenidia* betrifft, sie war wahrscheinlich ein "Seitenast" einer anderen mehr plesiomorphen, später jedoch ausgestorbenen Gruppe der Ctenophorinae; sie zweigte von dieser Gruppe bedeutend später ab, wahrscheinlich erst Ende Palaeogen oder Anfang Neogen. *Tanyptera* zweigte wohl von derselben ausgestorbenen Gruppe ab, aber nicht später als in Palaeogen. Was die Spezialisation in den Entwicklungsstadien anlangt, hat *Tanyptera* sich aber deutlich weiter entwickelt als die anderen Gattungen. Im Larvenstadium, in dem *Tanyptera* habituell an die Larven von Bockkäfern erinnert, hat sie sich nicht nur an das Leben in weichem faulendem Holz angepaßt, sondern auch an das Leben in hartem Holz.

Die phylogenetischen Beziehungen zwischen den Artengruppen innerhalb der Gattungen der Tipulidae sind noch nicht klar. Die Gattung *Dolichopeza* hat in unserem Faunengebiet (Ukraine) nur eine ziemlich spezialisierte Art. Die Männchen dieser Art haben ein Adminiculum ohne stabförmige Verbindungen mit der Vesica. Diese Verbindungen kommen noch wenig entwickelt vor bei der nearktischen *D. americana* Needham und in schon ganz gut entwickelter Form bei manchen Arten der Untergattung *Oropeza,* die für die Fauna von Ostasien und Nordamerika charakteristisch ist (Byers, 1961).

Die meisten der ukrainischen *Prionocera*-Arten, die nur wenig deutlich gesägte Antennen und einen ziemlich stark behaarten Körper haben, sind wahrscheinlich ziemlich plesiomorph und damit ziemlicht alt.

Die einzige ukrainische Art der Gattung *Nigrotipula* ist ziemlich apomorph. Sie hat eine dunkle Färbung, die bei den Tipuliden sekundär ist, und einen kom-

plizierten und spezialisierten Bau der id. Bei den verwandten Arten aus dem Norden von Ostasien ist die Körperfärbung meistens braungelb und die id sind einfacher gebaut.

Innerhalb der Gattung *Tipula* (Abb. 5) ist die Untergattung *Platytipula* wohl am meisten plesiomorph. Die Flügelzeichnung und der Bau des Hypopygs erinnern an die Dolichopezinae. Alexander (1926) meint, daß manche ostasiatischen Arten dieser Untergattung, die sich vermutlich schon in der Kreide als unabhängiges Taxon differenzierten (Savtshenko, 1961), direkt mit den Dolichopezinae verwandt sind.

Als ziemlich apomorphe und junge Abzweigung der Untergattung *Platytipula* oder einer mit ihr nahverwandten ausgestorbener Untergattung muß man wohl *Schummelia* ansehen, die sich wohl nicht später als im Eozän entwickelt haben dürfte. Flügeladerung und Eigentümlichkeiten im Bau des Hypopygs weisen auf eine Verwandtschaft von *Platytipula* und *Schummelia* hin.

Die Untergattungen *Acutipula, Yamatotipula* und *Tipula* s.str. stammen von den archaischen Zweigen der Gattung *Tipula.* Sie bilden zusammen einen genetischen Komplex, der nach Theowald (1957) den Rang einer Gattung verdient. Sie sind durch eine Reihe von plesiomorphen Merkmalen charakterisiert, zum Beispiel durch helobionte und fakultativ hydrobionte oder ihnen sehr ähnliche primitive geobionte Larven. Die Untergattung *Acutipula* ist die primitivste und älteste von ihnen, sie stammt wohl aus dem Palaeogen. Von gemeinsamen ancestralen Formen und parallel mit ihr entwickelte sich seit dem Oligozän die Untergattung *Yamatotipula.* Und im Miozän zweigte vermutlich von *Acutipula* die Untergattung

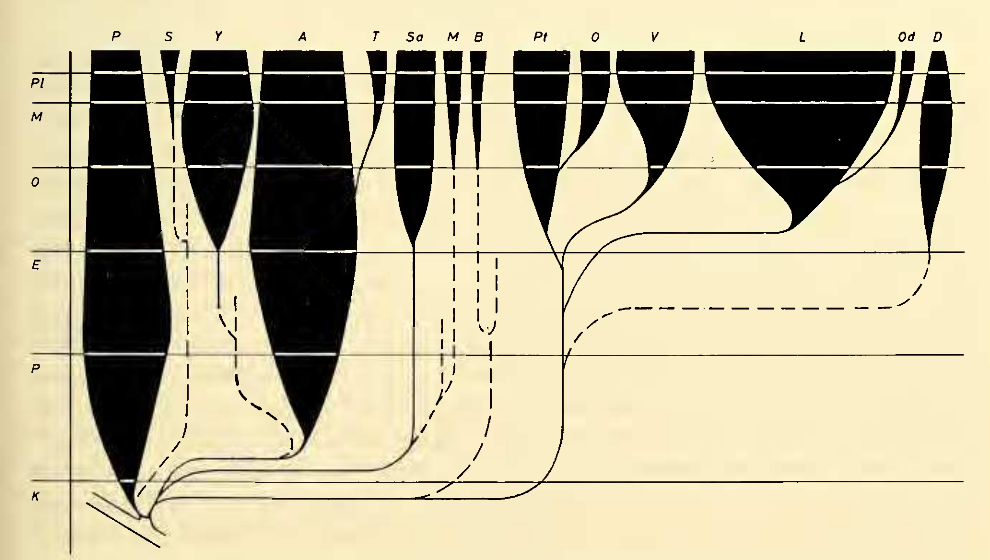


Abb. 5: Hypothetisches Schema der phylogenetischen Verhältnisse zwischen den Untergattungen der Gattung *Tipula.* Geochronologische Perioden: K - Kreide; P - Palaeozän; E - Eozän; O - Oligozän; M - Miozän; Pl - Pliozän. Untergattungen: P - *Platytipula;* S - *Schummelia;* Y - *Yamatotipula;* A - *Acutipula;* T - *Tipula* s.str.; Sa - *Savtshenkia;* M - *Mediotipula;* B - *Beringotipula;* Pt - *Pterelachisus;* O - *Oreomyza;* V - *Vestiplex;* L - *Lunatipula;* Od - *Odonatisca;* D - *Dendrotipula.*

Tipula s.str. ab, die in diesem Komplex wohl am meisten apomorph ist (Savtshenko, 1961). Alle Untergattungen dieses Komplexes haben nicht nur einen ähnlichen Bau des analen Segments der Larven und eine ähnliche Chaetotaxie der Puppen, sondern auch einen ähnlichen Bau des Hypopygs der Männchen. Die geobionte und apomorphe Untergattung *Tipula* ausgenommen, haben beide anderen Untergattungen ihre Blütezeit wohl am Ende des Palaeogen oder im Miozän erreicht; darauf weist die Verschiedenheit ihrer archaischen Formen in der ursprünglichen Fauna von Südostasien hin.

Die Untergattungen *Savtshenkia, Mediotipula* und *Beringotipula* haben taxonomisch eine sehr isolierte und phylogenetisch unsichere Stellung innerhalb der Gattung *Tipula.* Das Vorkommen von rudimentären Analkiemen und ein rudimentärer Haarsaum um das Stigmenfeld bei den *Savtshenkia*-Larven die sich in xeromorpher Richtung entwickelten, deuten auf eine Abstammung dieser Untergattung von plesiomorphen, helo- und hydrobionten Gruppen aus der Gattung *Tipula.* Der charakteristische Fortsatz am Ende der Hypovalven der weiblichen Puppen (in unserer Fauna auch bekannt von den weiblichen *Dolichopeza*-Puppen) bringt die Untergattung *Savtshenkia* sogar näher zu den Dolichopezinae. Es ist interessant, daß dieser Fortsatz auch bei den weiblichen Puppen von *Mediotipula* vorkommt, deren Arten — was den Komplex der anderen Merkmale betrifft — ziemlich stark apomorph sind. Deshalb muß *Mediotipula,* ungeachtet ihrer hohen Spezialisation, wahrscheinlich doch von den archaischen Gruppen der Gattung *Tipula* abgeleitet werden. Dasselbe gilt auch für die Untergattung *Beringotipula,* deren Larven nicht nur apomorphe Merkmale zeigen wie eine starke Sklerotisation der Randlappen um das Stigmenfeld, sondern auch plesiomorphe wie einen Haarsaum um das Stigmenfeld.

Die meistapomorphen Zweige der Gattung *Tipula* sind die geologisch ziemlich jungen Untergattungen *Pterelachisus, Oreomyza, Vestiplex, Lunatipula* und *Odonatisca,* ein Komplex von Untergattungen, der möglicherweise auch als Gattung qualifiziert werden kann (Theowald, 1957). Eine Reihe von Merkmalen deuten auf die Verwandtschaft dieser Untergattungen, die wahrscheinlich irgendwann im Oligozän oder Miozän anfingen sich in xeromorphe Richtung zu entwicklen, und am Ende des Neogens eine beträchtliche Blütezeit erreichten — *Lunatipula* und *Odonatisca* wahrscheinlich noch später —, und zwar Merkmale wie die Flügeladerung und die Flügelzeichnung, der Bau des Hinterrandes des 9. Tergites bei den Männchen, der geobionte Larventyp mit mehr oder weniger sklerotisierter Oberfläche der dorsalen und lateralen Randlappen um das Stigmenfeld, die stark entwickelten aber nicht zahlreichen Dornen auf dem Abdomen der Puppen u.s.w. (Savtshenko, 1964). Diese Untergattungen, die ziemlich apomorph sind, zeigen aber auch manche plesiomorphe Merkmale, zum Beispiel eine primitive Chaetotaxie bei den Larven, die wahrscheinlich von ancestralen Formen, die, wie anzunehmen ist, weniger spezialisierte und mehr archaische Gruppen der Gattung *Tipula* waren, vererbt wurden.

Den ancestralen Formen am nächsten stehen wohl die Untergattungen *Pterelachisus* und *Oreomyza,* von denen die zweite direkt von der ersten abzweigte. Direkte Verwandtschaft zwischen beiden sieht man einerseits bei *T. (Pterelachisus)*

mutila Wahlgren und anderseits bei *T. (Oreomyza) trifasciata* Loew, die viele Merkmale gemeinsam haben, einerseits im Bau des Hypopygs der Männchen, anderseits in der Flügeladerung (Savtshenko, 1964).

An einer Abzweigung der Untergattung *Vestiplex* von einer mit der Untergattung *Pterelachisus* gemeinsamen Wurzel besteht kein Zweifel. Bis in unsere Zeit findet man in der Fauna von Ostasien Übergangsformen zwischen beiden Untergattungen (zum Beispiel *T. ambigua* Savtshenko), die manchmal nur schwierig in einer dieser Untergattungen unterzubringen sind, weil sie nach dem Bau des Ovipositors zu *Vestiplex*, nach dem Bau des Hypopygs aber zu *Pterelachisus* gehören (Savtshenko, 1964).

Die Untergattung *Lunatipula* nimmt eine stärker isolierte Stellung ein. Die ancestralen Formen dieser Untergattung zweigten von der für den ganzen Komplex gemeinsamen Wurzel wahrscheinlich noch vor der Abzweigung der Untergattungen *Pterelachisus* und *Vestiplex* ab. Direkt aus *Lunatipula* differenzierte sich im Neogen ohne Zweifel die Untergattung *Odonatisca*, die am meisten xerophile und jüngste Untergattung dieses Komplexes. Die nahe phylogenetische Verwandtschaft zwischen *Lunatipula* und *Odonatisca* wird bestätigt durch gemeinsame Merkmale im Bau der Larven und Puppen. Die Larven von *Odonatisca* zum Beispiel haben dieselben gänzlich sklerotisierten, hakenförmigen dorsalen und lateralen Randlappen um das Stigmenfeld wie die Larven der *livida*-Gruppe der Untergattung *Lunatipula*, und, was den Bau der Puppen betrifft, zeigen sie nur wenige Unterschiede gegenüber den im Mittelmeergebiet vorkommenden Arten der *falcata*-Gruppe der Untergattung *Lunatipula*. Der Anhang am Hinterrand des 8. Sternits bei den Männchen von *Odonatisca* kann leicht von den homologen, jedoch nicht so stark entwickelten Strukturen am Hinterrand dieses Sternites bei den Arten der *falcata*-Gruppe abgeleitet werden.

Die stark apomorphe Untergattung *Dendrotipula*, die sich irgendwann im Oligozän entwickelte, erreichte ihre Blütezeit im Miozän und entwickelte sich sehr weit in Richtung Anpassung der praeimaginalen Stadien an eine Ernährung von Verwesungsprodukten faulenden Laubholzes. Apomorphe Merkmale wie zum Beispiel die Reduktion der dorsalen und lateralen Randlappen des Stigmenfeldes der Larven und die Verkürzung der mesothorakalen Atmungsröhrchen bei den Puppen finden wir auch bei den Ctenophorinae. Es besteht aber keine direkte phylogenetische Verwandtschaft zwischen beiden, weil die Larven von *Dendrotipula* keinen Haarsaum um das Stigmenfeld haben und mehr apomorph sind als die Larven der Gattung *Ctenophora*, bei denen ein solcher Haarsaum vorhanden ist. Theowald (1957) weist auf eine Verwandtschaft der Untergattung *Dendrotipula* mit den Untergattungen *Pterelachisus* und *Oreomyza* hin, und zwar auf Grund des Baues des analen Segments ihrer Larven und Puppen. Eine Verwandtschaft dieser drei Untergattungen zeigt auch der plesiomorphe Typ der Chaetotaxie ihrer Larven an. Darauf begründet, gewinnt die Hypothese, daß die ancestralen Formen von *Dendrotipula* von einer mit den Untergattungen *Pterelachisus* und *Oreomyza* gemeinsamen Wurzel abzweigten, und zwar noch vor der Abzweigung von *Lunatipula* und *Vestiplex* (Abb. 5), an Wahrscheinlichkeit.

Nephrotoma ist im imaginalen wie im larvalen Stadium nur sehr undeutlich

gegliedert, weshalb auch sichere Aussagen über die Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb dieser Gattung schwierig zu machen sind. Man kann nur annehmen, daß unter den ukrainischen Arten dieser Gattung die Arten der *scalaris-crocata*-Gruppe, die sich durch dunkle Leibespigmentierung und manche von ihnen durch eine Tendenz zum Leben auf offenem Feld in ziemlich trockenen Umständen (*N. rossica* Riedel) auszeichnen, am meisten apomorph sind.

Von *Dictenidia* gibt es in der ukrainischen Fauna nur eine ziemlich apomorphe, dunkel gefärbte Art, deren Hypopyg komplizierter gebaut ist als das der anderen, hell gefärbten Arten dieser Gattung aus Südostasien. Unsere Art repräsentiert unter den *Dictenidia*-Arten deshalb vielleicht einen jüngeren und mehr spezialisierten Zweig.

Innerhalb der Gattung *Ctenophora* sind auf Grund des Baues des praeimaginalen Stadien die ukrainischen Arten der *pectinicornis-guttata*-Gruppe, deren Larven deutlich entwickelte Randlappen um das Stigmenfeld haben, mehr plesiomorph und die Arten der *fastuosa-festiva*-Gruppe mit reduzierten Randlappen mehr apomorph. Nach imaginalen Merkmalen sind beide Gruppen verbunden durch die *elegans*-Gruppe als Übergangsform. Es ist nicht klar erkennbar, wie die Evolution vor sich ging: von der ersten zur zweiten Gruppe oder umgekehrt. Letzteres sieht wahrscheinlicher aus, weil die *fastuosa-festiva*-Gruppe für die alte Fauna von Südostasien charakteristisch ist und die *pectinicornis-guttata*-Gruppe für die verhältnismäßig junge boreale Fauna.

Ganz sicher sind die phylogenetischen Verhältnisse innerhalb der Gattung *Tanyptera*. Die ukrainischen Arten dieser Gattung sind der jüngste apomorphe Zweig, dessen Männchen einen sehr stark spezialisierten Bau des Hypopygs haben, das durch die nur kleine Öffnung und eine fast horizontale Lage der Styli im Genital-Raum prinzipiell von demselben Organ der anderen Tipulidae verschieden ist. Dieser Zweig entwickelte sich in den gemäßigten Breiten aus den plesiomorphen ostasiatischen Arten der Gattung, die ein Hypopyg des normalen Tipulidae-Typs haben, das heißt mit breiter Öffnung und mehr oder weniger vertikaler Lage der Styli. Zwischen diesen beiden Gruppen finden wir in unserer heutigen Fauna noch eine Übergangsform, die auf die Richtung der Evolution in dieser Gattung hinweist. Es ist eine kleine und ziemlich seltene Art aus dem Fernen Osten (*T. parva* Portschinsky), die in den Küstengebieten der Sovjet-Union (Primorskij Kraj) und in Japan vorkommt.

Die Hauptblütezeit der Gattungen *Ctenophora* und *Tanyptera* fand wahrscheinlich im Neogen statt, als sich die Laubwälder, an die diese Gattungen ökologisch und trophisch gebunden waren, in den gemäßigten Breiten von Eurasien im Norden und im Westen viel weiter ausdehnten als heute.

SYSTEMATIK UND KLASSIFIKATION

Die moderne Systematik der Tipulidae ist noch recht ungenügend bearbeitet und ist hauptsächlich auf die Imagines und hier wiederum auf morphologische Merkmale begründet. Erst in letzter Zeit sind die ersten Versuche gemacht worden, auch die Larven und die biologischen Merkmale für ein neues System

dieser Familie zu benützen (Theowald, 1957; Savtshenko, 1961).

Seit Latreille (1802), der die Familie Tipulidae für die Gattung *Tipula* von Linnaeus errichtete, haben während des neunzehnten Jahrhunderts die meisten Systematiker diese Familie ganz breit aufgefaßt, und neben den Tipulidae auch die Limoniidae und Cylindrotomidae eingeschlossen, manchmal sogar auch die Trichoceridae und die anderen Tipuloidea (Zetterstedt, 1842; Rondani, 1856; Schiner, 1864; Osten-Sacken, 1878, und andere). Diese breite Auffassung der Familie als Komplex von Tipulidae, Limoniidae und Cylindrotomidae, die dann nur den Rang von Unterfamilien erhalten, akzeptieren auch die heutigen englischen und amerikanischen Systematiker (Edwards, 1938; Alexander, 1942; Coe, 1950; und andere).

Seit Kertesz (1902) sieht die Mehrzahl der europäischen Systematiker die Tipulidae als eine unabhängige Familie neben Limoniidae und Cylindrotomidae an, meistens jedoch ohne besonderere Begründung ihres Standpunktes (Hendel, 1928, 1936/37; Hennig, 1950; Mannheims, 1951; Theowald, 1957a; Savtshenko, 1961). Nur Peus (1952) bemerkt, daß eine derartige Einteilung und Qualifikation mehr den Forderungen eines natürlichen Systems entspricht und überdies Vorteile in Bezug auf Übersichtlichkeit hat.

Die Tipulidae verdienen aber den Rang einer Familie nicht nur auf Grund von Übersichtlichkeit, sondern auch aus mehr prinzipiellen Erwägungen. Wenn man die höheren systematischen Gruppen nicht nur als etwas sieht, das seine Ursache in dem Bedürfnis des Menschen zum systematisieren hat (Peus, 1952), sondern als reelle Kategorien, die konkret die Entwicklungsgeschichte und die heutige Struktur von bestimmten Gruppen von Organismen darstellen, dann wird der Familienrang der Tipulidae keinen Widerspruch entfachen dürfen. Wie schon früher bemerkt, unterscheiden sich die Tipulidae wesentlich von den am besten mit ihnen übereinstimmenden anderen Gruppen der Tipuloidea, insbesondere den Limoniidae und Cylindrotomidae, ganz zu schweigen von den Trichoceridae, durch einen ganzen Komplex von Merkmalen: die Morphologie aller ihrer Entwicklungsstadien, der Bau des männlichen Hypopygs, ihre Anforderungen an die Umwelt, ihre trophischen Bindungen und andere, durch die sie als eine systematische Einheit mit spezifischen, nur für sie kennzeichnenden Evolutions-Tendenzen charakterisiert sind. Es muß hinzugefügt werden, daß die Tipulidae sich als unabhängige Familie aus den schon längst ausgestorbenen Architipulidae entwickelt haben, und daß Limoniidae und Cylindrotomidae sich aus einer Schwestergruppe nicht der heutigen Tipulidae, sondern der Architipulidae gebildet haben. Aus all diesen Gründen bleibt der Autor dieser Arbeit dabei — wie in seinen anderen Arbeiten —, daß die Tipulidae eine unabhängige, morphologisch, biologisch und evolutionell deutlich abgegrenzte Familie sind. Es ist interessant zu bemerken, daß nach Hennig (1950) die Tipulidae als eine sehr früh differenzierte Gruppe unter den anderen Familien der Diptera den Rang einer Superfamilie verdienen.

Während des neunzehnten Jahrhunderts haben mehrere Systematiker die von Linnaeus (1758) aufgestellte Gattung *Tipula*, die nicht nur Tipulidae sondern auch andere Tipuloidea umfaßte, in kleinere natürlichere Gattungen aufgeteilt.

Der Klassiker der Dipterologie Meigen (1800) hat als erster von *Tipula* die Gattungen *Pales* (*Nephrotoma*, 1803) und *Flabellifera* (*Ctenophora*, 1803) abgetrennt, deren erste später von Macquart (1834) als *Pachyrrhina* zum zweiten Mal beschrieben wurde. Durch eine Entscheidung der I.C.Z.N. (1963) sind die Namen *Pales* und *Flabellifera* unterdrückt worden.

Curtis (1825) trennte *Dolichopeza*, eine Gattung, die von Meigen (1830) als *Leptina* und von Macquart (1846) als *Apeilesis* beschrieben wurde, von *Tipula* ab. Loew (1844) beschrieb die Gattung *Prionocera* (*Stygoropis* Loew, 1863). Latreille (1804) stellte einen Teil der Arten aus Meigens Gattung *Ctenophora* in *Tanyptera*, eine Gattung, die 30 Jahre später von Brullé (1832) aufs neue als *Xiphura* beschrieben wurde. Für eine der Arten aus der Gattung *Ctenophora* errichtete Brullé (1833) die Gattung *Dictenidia*, die in Arbeiten späterer Autoren auch als *Ceroctenia* (Rondani, 1856) und *Dicera* (Lioy, 1863) aufgeführt wird.

Von mehreren Autoren (Wiedemann, 1828; Macquart, 1838; Loew, 1869; Osten-Sacken, 1869, 1886; Westwood, 1876; Skuse, 1890) wurden auch Gattungen aus den Gebieten außerhalb der Palaearktis beschrieben. Infolge dieser schnelle Erhöhung der Anzahl von Gattungen entstand das Bedürfnis nach höheren Kategorien.

Als erster hat wahrscheinlich wohl Kertesz (1902) die Tipulidae in seinem Catalogus in drei Unterfamilien aufgeteilt: Dolichopezinae, Ctenophorinae und Tipulinae. Von unserer Fauna rechnet er *Dolichopeza* zur ersten Unterfamilie, *Dictenidia, Ctenophora* und *Xiphura* (= *Tanyptera*) zur zweiten und *Tipula* (inkl. *Nigrotipula*) und *Nephrotoma* zur dritten. Diese Einteilung, die auf unterschiedliche Flügeladerung (Dolichopezinae und Tipulinae) und verschiedenen Bau der Antennen bei den Männchen (Tipulinae und Ctenophorinae) begründet ist, wurde von den meisten Systematikern übernommen, insbesondere von Enderlein (1936), Hendel (1936/37) und Mannheims (1951, 1954).

In vielen seiner Arbeiten benützt auch Alexander diese Einteilung. Bei Alexander und anderen Systematikern, die die Tipulidae als Unterfamilie qualifizieren, werden dementsprechend die Unterfamilien von Kertesz als Tribus aufgeführt.

Eine etwas andere Einteilung der Familie Tipulidae wurde von Pierre (1926) aufgestellt. Aus nur formellen Gründen ohne Rücksicht auf phylogenetische Aspekte, teilte er die Familie ein in zwei Hauptgruppen oder Divisionen, die sich nur im Bau der Antennen voneinander unterscheiden. Die erste Division — Tipulinae filicornae — umfaßt die größte Zahl der Gattungen dieser Familie. Sie haben die Antennen nicht kammartig gebaut. Die zweite, kleinere Division — Tipulinae ramicornae — hat, wenigstens bei den Männchen, charakteristische kammförmige Antennen.

Masaki (1933) folgt Pierre und unterscheidet ebenso nur zwei Subfamilien: Plusiomyini — Gattungen mit kammförmigen Antennen — und Tipulini — alle anderen Gattungen. (Bemerkung: Plusiomyini nach der tropischen Gattung *Plusiomyia* Skuse.)

Es ist eindeutig klar, daß diese Einteilungen von Pierre und Masaki im Vergleich mit der Einteilung in drei Subfamilien einen Schritt zurück bedeuten, weil nur auf

den Bau der Antennen, nicht aber auf andere morphologische, biologische oder geografische Merkmale geachtet wird. Diese Einteilung ist daher sehr künstlich. Nach Masaki sind zum Beispiel die palaearktischen Ctenophorinae, von denen nur die Männchen kammförmige Antennen haben, in einer und derselben Gruppe zusammen mit einer Reihe von tropischen Arten, deren Männchen und Weibchen kammförmige Antennen haben, aber nach dem Komplex aller anderen Merkmale viel näher den Tipulinae oder Dolichopezinae stehen.

Auch Lameere's (1906) Einteilung der Tipulidae in zwei Tribus ist mehr oder weniger künstlich. Lameere unterscheidet die Dolichopezinae und die Tipulinae. Charakteristisch für die Dolichopezinae ist das Fehlen von Tibialdornen und auch das Fehlen einer Diskoidalzelle. Die Gattung *Dolichopeza* ausgenommen, haben aber die meisten anderen Dolichopezinae eine Diskoidalzelle wie die Tipulinae.

Auf die Tatsache hinweisend, daß die Einteilung der Familie in drei Unterfamilien auf — auf den ersten Blick — sekundären und taxonomisch wenig wichtigen morphologischen Unterschieden fußt, welche überdies bei den Ctenophorinae sekundäres Geschlechtsmerkmal sind, erklärt sich Alexander (1920, 1942) als Vertreter einer vollständigen Zurückweisung der Unterfamilien und will zurück zur alten Einteilung in nur Gattungen. Seiner Meinung nach ist dies zweckmäßiger, weil — mit weiter Kenntnis der exotischen Tipulidae — die Grenzen zwischen den Subfamilien immer undeutlicher werden. Dasselbe wird auch von Theowald (1957) vorgebracht, der ein neues System für die westpalaearktischen Tipuliden aufstellt, begründet auf dem Studium von imaginalen und praeimaginalen Merkmalen, wobei er in dieser Familie keine Taxa von höherem als Gattungsrang aufführt.

In dieser Arbeit wird aber die allgemein akzeptierte Einteilung der Familie in drei Unterfamilien erhalten und zwar nicht nur, weil sie das System der Tipulidae mehr übersichtlich macht, was aus praktischen Erwägungen sehr wichtig ist, da sie die Bestimmung erleichtert, sondern auch, weil sie vom phylogenetischen Standpunkt (Abb. 4) die realen Verhältnisse innerhalb der Familie erkennen läßt. Sie zeigt unabhängige Gruppen von ungleichem Umfang, ungleicher morphologischer Differenzierung, ungleichem geologischem Alter und ungleichem zoogeographischem Wert. Im Gegensatz zu der Behauptung von Alexander gibt es zwischen diesen drei Unterfamilien der Tipulidae — nach dem ganzen Komplex von imaginalen und praeimaginalen Merkmalen — genügend und deutliche morphologische Unterschiede, welche sich manifestieren in der Färbung und Zeichnung des Körpers, in der Beinlänge, und insbesondere im Bau des Hypopygs der Männchen wie auch im Bau des Hinterleibsendes der Larven. Schließlich, jede dieser Unterfamilien zeigt eine bestimmte Richtung der Evolution innerhalb dieser Familie, nämlich die Dolichopezinae hauptsächlich den Übergang einer hydrobionten zu einer bryobionten Lebensweise auf dem Land, die Tipulinae (mit nur wenigen Ausnahmen) den Übergang einer hydrobionten zur helobionten und geobionten Lebensweise, die Ctenophorinae den Übergang einer hydrobionten zur saproxylobionten Lebensweise. Rohdendorf (1964) bemerkt ganz richtig, daß Taxa von höherem Rang nicht nur vom morphologischen Standpunkt, sondern vielseitig, als eine Einheit oder eine Harmonie, gesehen werden müssen, die sich

durch bestimmte Existenzvoraussetzungen, die sich in gleichem Bau, gleichen Funktionen und gleicher ontogenetischer Entwicklung zeigen, kennzeichnet.

Wenn man bei den Tipulidae — einer der meist archaischen Familien der Diptera — dieselben taxonomischen Kriterien anlegt wie bei den höher entwickelten Gruppen dieser Ordnung, dann kann auch das Fehlen von deutlichen Grenzen zwischen manchen Unterfamilien nicht ein Grund zu ihrer Abschaffung sein. Das Vorkommen von Übergangsformen zwischen einer Unterfamilie und der anderen in solch einer archaischen Gruppe von Diptera wie die Tipulidae — in der bis in unsere Zeit viele Elemente aus dem Palaeogen und sogar aus dem Mesozoikum vorkommen — ist ganz natürlich. In diesem Zusammenhang bemerken wir, daß ähnliche "Brücken" auch zwischen den Tipulidae und andere Familie der Tipuloidea vorkommen, zum Beispiel zwischen Dolichopezinae und Limoniidae, anderseits auch zwischen Gattungen innerhalb der Tipulidae, zum Beispiel *Nephrotoma* und *Tipula,* zwischen den orientalischen Arten von *Dolichopeza* und *Oropeza* und auch zwischen den orientalischen *Pselliophora's* und den palaearktischen *Ctenophora's.*

Meist werden im System der Tipulidae als erste Subfamilie die Dolichopezinae, als zweite die Ctenophorinae und als dritte die Tipulinae aufgeführt, was dem Standpunkt von Edwards (1926) entspricht, nach dem die xylobionten Arten primitiver sind als die hydro- und helobionten. Dies steht aber im Widerspruch zu den eigentlichen phylogenetischen Verhältnissen in der Familie der Tipulidae, wie oben schon erwähnt wurde. Die Tipulinae sind mit den am meisten plesiomorphen Dolichopezinae deutlich näher verwandt als mit den Ctenophorinae, die als saproxylophage Arten zu der am meisten apomorphen und spezialisiertesten Gruppe dieser Familie gehören. Deshalb müssen die Tipulinae im System der Familie an zweiter und nicht an dritter Stelle stehen, was mit den interfamiliären phylogenetischen Verhältnissen (Abb. 4) übereinstimmt.

Die Behandlung der Systematik innerhalb der Unterfamilie der Dolichopezinae gehört nicht in diese Arbeit, da in der ukrainischen Fauna diese Unterfamilie nur durch eine Gattung vertreten ist. Was die Unterfamilie Tipulinae anlangt, so hat man bis heute nicht versucht, sie in Supergattungen oder Tribus einzuteilen. Es besteht aber kein Zweifel, daß die ukrainischen Tipulinae sich morphologisch und phylogenetisch leicht in zwei unabhängige Gruppen einteilen lassen, die zwei verschiedene Evolutionsrichtungen darstellen. Die erste Gruppe sind die Arten mit gesägten Antennen aus der Gattung *Prionocera,* die mit der Unterfamilie der Dolichopezinae nahe verwandt sind. Die zweite Gruppe sind alle anderen Tipulinae, die von denselben ancestralen Formen entstanden sind wie *Prionocera,* sich aber parallel zu ihnen entwickelten. Nach dem phylogenetischen Schema (Abb. 4) ist es zweckmäßig, beide Gruppen als unabhängige Stämme zu sehen: die Prionocerini und die Tipulini. Der erste von ihnen ist in unserer Fauna vertreten durch die Gattung *Prionocera,* der zweite durch *Nigrotipula, Tipula* und *Nephrotoma.*

Auch die Unterfamilie Ctenophorinae kann in zwei Tribus eingeteilt werden: Ctenophorini und Tanypterini, die deutlich in morphologischer und biologischer Hinsicht verschieden sind. Die Ctenophorini sind als Imagines durch einen ziem-

lich einfachen Bau des Hypopygs und eine fast vertikale Stellung der Styli, durch einen kurzen Ovipositor, der immer kürzer ist als die Hälfte des Abdomens, und durch kurze Hypovalven, die bei weitem nicht das Ende der Cerci erreichen, gekennzeichnet. Die Larven der Ctenophorini haben mehr oder weniger entwickelte Randlappen um das Stigmenfeld und manchmal einen rudimentären Haarsaum am Rande des Stigmenfeldes. Die Puppen haben am Mesothorax ziemlich lange Atmungshörnchen, die von normaler Form sind. Die Entwicklung der Larven dieser Familie findet in Holz, das zu amorphem Mulm verfault ist, statt. Für die Tribus Tanypterini ist nachfolgendes charakteristisch: das Hypopyg der Männchen ist stark modifiziert, und die Stellung der Styli ist fast horizontal; die Weibchen haben einen sehr langen Ovipositor (fast solang wie die Hälfte des Abdomens, die langen Hypovalven erreichen fast das Ende der Cerci). Die Randlappen um das Stigmenfeld der Larven sind fast vollständig reduziert; die Puppe hat nur kurze, längliche, am Rande gerillte mesothorakale Atmungshörnchen. Die Arten entwickeln sich in Holz, das noch nicht ganz zu Mulm verfault ist. In der ukrainischen Fauna gehören die Gattungen *Dictenidia* und *Ctenophora* zu den Ctenophorini und *Tanyptera* zu den Tanypterini.

Alexander (1936, 1954) und nach ihm Theowald (1957) sind der Meinung, daß alle Gattungen der Ctenophorinae, die orientalischen Gattungen *Plocimas* und *Prionota* ausgenommen, nur den Rang von Untergattungen haben sollen, weil zwischen ihnen keine wirklichen Unterschiede sind, abgesehen vom Bau der Antennen bei den Männchen, der zu den sekundären Geschlechtsmerkmalen gehört. Die Gattungen *Dictenidia*, *Ctenophora* und *Tanyptera* werden deshalb von ihnen als Untergattungen aufgeführt. Was die Gattung *Tanyptera* betrifft, soll diese auf Grund von oben aufgeführten Unterschieden nicht nur Gattungsrang beibehalten sondern sogar als Tribus aufgeführt werden müssen. Solche wirklichen Unterschiede gibt es auch zwischen den Gattungen *Dictenidia* und *Ctenophora*. Erstens sind nicht nur die Antennen der Männchen, sondern auch die Antennen der Weibchen auf andere Weise gebaut, weshalb es sich nicht nur um ein sekundäres Geschlechtsmerkmal handeln kann. Überdies:

	Dictenidia	*Ctenophora*
Brustseiten	immer nackt	immer behaart
Flügel der ♂♂	oft mit Mikrotrichien	fast immer nackt
9. Sternit und id	einfach gebaut	mehr oder weniger kompliziert
Ovipositor der ♀♀	gerade	etwas gebogen
Stigmenfeld der Larve	ohne Haarsaum	mit Haarsaum
Mesothorakale Atmungshörnchen der Puppen	an der Vorderseite des Körpers	beiderseits des Körpers
Verbreitung	nur palaearktisch	holarktisch-orientalisch

Deshalb müssen *Dictenidia* und *Ctenophora* nicht nur als Untergattungen, sondern als morphologisch und geographisch ziemlich stark voneinander abgegrenzte Gattungen angesehen werden, was übereinstimmt mit den Prinzipien

der Einteilung der Tipulidae in infrafamiliäre Taxa, welche Prinzipien in dieser Arbeit beibehalten werden.

Besondere Aufmerksamkeit erfordert die Problematik der polymorphen Gattung *Tipula*, zu der etwa 57% der Arten der Weltfauna und 71% der ukrainischen Arten dieser Familie gehören. Schon Schummel (1833) — die Flügelzeichnung als Basis nehmend — teilte die Gattung *Tipula* in eine Reihe von Artengruppen auf. Von den späteren Bearbeitern hat Riedel (1913) diese Einteilung trotz ihrer Künstlichkeit übernommen. Erst Edwards (1931) hat — nachdem er die Gattung *Tipula* in Untergattungen gruppiert hatte — die taxonomischen Grenzen an Hand von Komplexen imaginaler Merkmale wissenschaftlich motiviert. Einige richtig motivierte Untergattungen wurden auch von Bezzi (1924) und Alexander (1924) aufgestellt. Bis in letzte Zeit aber war die Systematik der Gattung *Tipula* sehr dürftig, weil manche ihrer Untergattungen, wie auch zum Großteil die Gruppen von Schummel und Riedel, morphologisch, ökologisch und phylogenetisch sehr ungleiche und ungleichwertige Elemente vereinigten. Besonders die Untergattung *Oreomyza* s.l. war sehr heterogen und enthielt nach Alexander (1935, 1942) und Wu (1940) eigentlich eine zufällige Zusammenstellung von oft phylogenetisch weit voneinander entfernten Arten, deren systematische Stellung in der Gattung aus irgendeinem Grund unsicher war.

Auf Grund von vergleichend morphologischen Untersuchungen der imaginalen und larvalen Stadien und auch in Anbetracht von Besonderheiten der Ökologie und der Fortpflanzung (Hemmingsen, 1954—1962) hat der Autor einige neue Untergattungen unterschieden, in denen die *luteipennis—autumnalis*-Gruppe, *rufina—obsoleta—signata*-Gruppe, *unca*-Gruppe, *variipennis—irrorata*-Gruppe, *juncea*-Gruppe und *flavolineata*-Gruppe untergebracht sind, und den Umfang einiger anderer Untergattungen näher präzisiert; diese letzten Untergattungen waren schon von Edwards für die *oleracea—paludosa*-Gruppe, die *variicornis*-Gruppe und die *lateralis—pruinosa*-Gruppe aufgestellt worden (Savtshenko, 1961, 1964). Neue Untergattungen für die *bidens—stigmatella*-Gruppe und die *bistilata*-Gruppe wurden in der letzten Zeit motiviert von Mannheims (Mannheims & Pechlaner, 1963) aufgestellt, der auch die Richtigkeit der Namen mancher schon früher beschriebener Untergattungen überprüfte. Alexander (1965) stellte eine Untergattung auf für einige asiatische Arten, zu denen auch die europäische *saginata* Bergroth paßt.

Der neuen Klassifikation entsprechend ist die Gattung *Tipula* in der ukrainischen Fauna vertreten durch 16 Untergattungen: *Platytipula* Matsumura, *Schummelia* Edwards, *Savtshenkia* Mannheims, *Yamatotipula* Matsumura, *Acutipula* Alexander, *Tipula* s.str., *Mediotipula* Pierre, *Beringotipula* Savtshenko, *Pterelachisus* Rondani, *Oreomyza* Pokorny, *Lindnerina* Mannheims, *Vestiplex* Bezzi, *Lunatipula* Edwards, *Emodotipula* Alexander, *Odonatisca* Savtshenko und *Dendrotipula* Savtshenko.

Was die umfangreiche Gattung *Nephrotoma* betrifft, gibt es noch keine motivierten Gründe zum Aufstellen von Untergattungen, weil jene Unterschiede zwischen den Artengruppen, die bei den Imagines gefunden wurden, in den praeimaginalen Stadien nicht bestehen oder noch nicht gefunden wurden.

LITERATURLISTE

Alexander, C., 1920. The crane-flies of New York. Part II. Biology and phylogeny. — Cornell-Univ. Agric. Exper. Sta., Mem. 25: 765—993.

———, 1924. Zoological results of the Swedish expedition to Central Africa 1921. Insecta, 6. Tipulidae (Diptera). — Arkiv Zool. 16(18): 1—15.

———, 1926. New or little known Tipulidae from eastern Asia (Diptera), part. 1. — Philipp. J. Sci. 31: 363—383.

———, 1931. Crane-flies of the Baltic Amber (Diptera). — Bernstein-Forschungen 2: 1—135.

———, 1935. New or little-known Tipulidae from Eastern Asia (Diptera), XXIII-XXIV. — Philipp. J. Sci. 56: 525—562.

———, 1936. New or little-known Tipulidae from Eastern Asia (Diptera), XXXI. — Philipp. J. Sci. 60: 165—204.

———, 1942. The Diptera or true flies of Connecticut. Tanyderidae, Ptychopteridae, Trichoceridae, Anisopodidae, Tipulidae. — Connectic. Sta. Geol. Nat. Hist. Surv., Bull. 64: 183—486.

———, 1954. Records and descriptions of Japanese Tipulidae (Diptera). Pt. IV. The crane-flies of Shikoku. — Philipp. J. Sci. 83: 263—306.

Bezzi, M., 1924. Una nuova *Tipula* della alpi con ali ridotte anche nell maschina (Dipt.). — Ann. Mus. Civ. Stor. Nat. Giacomo Doria 51: 228—233.

Bode, A., 1953. Die Insektenfauna des Ostniedersachsischen Oberen Lias. — Palaeontographica (A) 103: 296—318.

Bodenheimer, F., 1924. Beiträge zur Kenntnis der Kohlschnake (*Tipula oleracea* L.). — Arch. Naturg. (A) 90(2): 61—108.

Brauns, A., 1953. Sind Schnakenlarven immer nur schädlich? — Gesunde Pflanzen (V) 2.

Brullé, A., 1832. Mémoire sur un genre nouveau de Diptères de la famille des Tipulaires. — Ann. Soc. Entom. France 1: 205—209.

———, 1833. Notes sur le genre *Xyphura*, formé aux dépens de celui de *Ctenophora* Meigen. — Ann. Soc. Entom. France 2: 398—402.

Byers, G., 1961. The crane-fly genus *Dolichopeza* in North America. — Univ. Kansas sci. Bull. 42(6): 665—924.

Coe, R., P. Freeman & P. Mattingly, 1950. Diptera 2. Nematocera: families Tipulidae to Chironomidae. In: Handbooks for the identification of British insects 9(2): 1—21. — London R. Entom. Soc.

Curtis, J., 1825. British entomology 2: 51—98. — London.

Edwards, F., 1926. The Phylogeny of Nematocerous Diptera: a critical review of some recent suggestions. — Verh. III. Intern. Entom. Kongress. Zürich, 19—25. Juli 1925, Bd. 2: 111—130.

———, 1928. Some Nematocerous Diptera from Yunnan and Tibet. — Ann. Mag. Nat. Hist. (10) 1: 681—703.

———, 1931. Some suggestions on the classification of the genus *Tipula* (Diptera, Tipulidae). — Ann. Mag. Nat. Hist. (10) 8: 73—82.

———, 1938. British short-palped crane-flies. Taxonomy of Adults. — Trans. Soc. Brit. Entom. 5: 1—234.

Ekman, S., 1935. Indo-Westpazifik und Atlanto-Ostpazifik, eine tiergeographische Studie. — Zoogeographica 2: 320—374.

Enderlein, G., 1936. Zweiflügler, Diptera. In: P. Bromer, P. Ehrmann & G. Ulmer, Die Tierwelt Mitteleuropas 6(2), Insekten 3: 1—259. — Leipzig.

Essig, E., 1942. College Entomology: 1—900. — New York.

Giljarow, N. S., 1949. Einzelheiten der Bodenbeschaffenheit als Umwelt und ihre Bedeutung für die Evolution der Insekten: 1—277. — Akad. Nauk SSSR, Moskau-Leningrad (russisch).

———, 1951. Bodenbenützung von Insekten in den trockenen Teilen ihrer Areale. — Usp. sovrem. Biol. 32(3—6): 346—351 (russisch).

Handlirsch, A., 1908. Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. — Handbuch Palaeontologen: 1—1433. — Leipzig.

———, 1913. Über einige Beziehungen zwischen Palaeontologie, geographischer Verbreitung und Phylogenie der Insekten. — Trans. 2nd Intern. Congr. Entom. 2: 248—261.

———, 1925. Palaeontologie. In: C. Schröder, Handbuch der Entomologie 3: 117—306.

———, 1939. Neue Untersuchungen über die fossilen Insekten mit Ergänzungen und Nachtragen sowie Ausblicken auf phylogenetische, palaeographische und allgemeine biologische Probleme. II. — Ann. naturhist. Mus. Wien. 49: 1—240.

Hemmingsen, A., 1954. The function of the peculiar process of the 8th sternite in the males of *Tipula* (*Oreomyza*) *staegeri* Peder Nielsen and *Tipula* (*Oreomyza*) *signata* Staeger. — Vidensk. Medd. Dansk naturh. Foren. 116: 411—417.

———, 1956. Deep-boring ovipository instincts of some crane-fly species (Tipulidae) of the subgenera *Vestiplex* Bezzi and *Oreomyza* Pok. and some associated phenomena. — Vidensk. Medd. Dansk naturh. Foren. 118: 243—315.

———, 1958. Adaptations in *Tipula* (*Lunatipula*) *lesnei* Pierre to the dry climate of Gran Canaria. — Vidensk. Medd. Dansk naturh. Foren. 120: 207—236.

———, 1959. A crane-fly (*Tipula juncea* Meigen) living in blown sand. — Entom. Medd. 29: 46—64.

———, 1960. The function of some remarkable cranefly ovipositors. — Entom. Medd. 29: 221—247.

———, 1962. Copulatory adaptations of male hypopygium to female tergal ovipository valves (cerci) in certain crane-flies (Tipulidae). — Vidensk. Medd. Dansk naturh. Foren. 124: 135—163.

Hendel, F., 1928. Zweiflügler oder Diptera. II. Allgemeiner Teil. In: Tierwelt Deutschlands 2: 1—135. — Jena.

———, 1936/37. Diptera. In: Kükenthal & Krumbach, Handbuch der Zoologie 4(2), Insekta 2: 1729—1998.

Hennig, W., 1950. Die Larvenformen der Dipteren 2: 1—458. — Akademie-Verl. Berlin.

———, 1954. Flügelgeäder und System der Dipteren unter Berücksichtigung der aus dem Mesozoikum beschriebenen Fossilien. — Beitr. Entom. 4(3—4): 245—387.

I.C.Z.N., 1963. Opinion 678: The suppression under the plenar powers of the pamphlet published by Meigen, 1800. — Bull. zool. Nomencl. 20: 339—342.

Kertesz, C., 1902. Catalogus Dipterorum hucusque descriptorum. II. Cecidomyiidae, Limnobiidae, Tipulidae, Cylindrotomidae: 1—357. — Lipsiae.

Lameere, A., 1906. Notes pour la classification des diptères. — Mém. Soc. Entom. Belg. 12: 105—140.

———, 1936. Précis de Zoologie 5: 1—536. — Liège.

Latreille, P., 1802. Histoire naturelle générale et particulière des Crustacés et des Insectes 1: 1—394; 2: 1—380; 3: 1—467; 4: 1—387. — Paris.

———, 1804. Nouveau dictionnaire d'histoire naturelle de Déterville 24: 1—238. — Paris.

Lindner, E., 1958. Zur Kenntnis der Eier der Limoniidae (Diptera, Tipuliformia). — Mitt. zool. Mus. Berlin 34(1): 113—132.

———, 1958a. Pilzbewohnende Limoniidenlarven unter besonderer Berücksichtigung von *Limonia quadrinotata* Meigen (Diptera). — Tijdschr. Entom. 101(3—4): 263—281.

Linnaeus, K., 1758. Systema Naturae (Ed. X) 1: 1—824. — Stockholmiae.

Lioy, P., 1863. I Ditteri distributi secondo un nuovo methodo di classificazione naturale. — Atti Ist. Sc. Veneto (3) 9: 187—236.

Loew, H., 1844. Beschreibung einiger neuen Gattungen der europäischen Dipternfauna — Stettin. entom. Ztg. 5: 154—173.

———, 1863. Diptera Americae septentrionalis indigena. — Berl. entom. Zs. 7: 275—298.

———, 1869. Diptera Americae septentrionalis indigena. Centuria octava. — Berl. entom. Zs. 13: 1—52.

Macquart, J., 1834. Histoire naturelle des Insectes Diptères. Suites à Buffon 1: 1—578. — Paris.

———, 1838. Diptères exotiques nouveaux ou peu connus 1 (1): 1—221; 1 (2): 1—207. — Paris.

———, 1846. Diptères exotiques nouveaux ou peu connus. Supp. 1: 133—264. — Paris.

Mannheims, B., 1951. Tipulidae. In: E. Lindner, Fliegen palaearktisch. Region Lief. 167: 1—64.

———, 1954. Die Tipuliden Ostfennoskandiens (Dipt.). — Notulae Entom. 34: 29—50.

Mannheims, B. & E. Pechlaner, 1963. Die Tipuliden Nortirols (Dipt.). — Stuttg. Beitr. Naturk. 102: 1—29.

Masaki, J., 1933. On the Tipulinae of the Japanese Empire. — Mushi 6: 74—95.

Martynova, O. M., 1959. Phylogenetische Beziehungen des mecopteroiden Komplexes. — Trudi Inst. Morf. Zhivot. 27: 221—230. Akad. Nauk SSSR (russisch).

Meigen, J. W., 1800. Nouvelle classification des mouches à deux ailes (Diptera L.) d'après un plan tout nouveau: 1—40. — Paris (In Faksimile: 1945, Bull. zool. Nomencl. 1: 119—160).

Nielsen, P., O. Ringdahl & S. Tuxen, 1954. Diptera I (exclusive of Ceratopogonidae and Chironomidae). — The zoology of Iceland 3(48a): 1—189.

Osten-Sacken, C., 1869. Monographs of the Diptera of North America 4. — Smithson. misc. coll. 219: 1—345.

———, 1878. Catalogus of the described Diptera of North America. 2nd ed. — Smithson. misc. coll. 270: 1—276.

———, 1886. Studies on Tipulidae 1. Review of the published genera of the Tipulidae-longipalpi. — Berl. entom. Zs. 30: 153—188.

Peus, F., 1952. Cylindrotomidae. In: E. Lindner, Fliegen palaearktischen Region, Lief. 169: 1—80.

Pierre, C., 1926. Fam. Tipulidae, subf. Tipulinae. In: Wytsman, Genera Insectorum 186: 1—68.

Riedel, M., 1913. Die paläarktischen Arten der Dipteren-Gattung *Tipula* L. (Diptera). — Abh. Lehrer-Ver. Naturkunde Crefeld: 1—120.

Rogers, J., 1949. The life history of *Megistocera longipennis* (Macquart) (Tipulidae, Diptera), a member of the Neuston fauna. — Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Michigan 521: 1—14.

Rohdendorf, B., 1947. Die Dipteren-Fauna des Jura von Kara-Tau und ihre Bedeutung für die Evolution der Ordnung. — Dokl. Akad. Nauk SSSR 55(8): 757—760 (russisch).

———, 1960. Neue Angaben über das System der Dipteren. — Verh. XI. Intern. Kongr. Entom. 1: 153—158.

———, 1961. Alte Unterordnungen der Dipteren aus dem Trias von Zentralasien. — Paleont. Zh. 3: 90—100 (russisch).

———, 1962. Ordnung Diptera. In: Grundsätze der Palaeontologie 9, Arthropoden: 307—344 (russisch). — Akad. Nauk SSSR, Moskau.

———, 1964. Historische Entwicklung der Diptera: 1—311. — "Nauka", Moskau (russisch).

Rohnert, U., 1950. Wassergefühlte Baumhöhlen und ihre Besiedlung. Ein Beitrag zur Fauna dendrotelmatica. — Arch. Hydrobiol. 44: 472—516.

Rondani, C., 1856. Dipterologiae Italicae prodromus. Genera Italica ordinis Dipterorum etc. 1: 1—264. — Parmae.

Savtshenko, E. N., 1961. Tipulidae, Subfamilie Tipulinae, Gattung *Tipula* L. (1). In: Fauna SSSR, Diptera 2: 1—486 (russisch). — Akad. Nauk SSSR, Moskau-Leningrad.

———, 1963. Über Verbreitung und Biologie der palaearktischen Tipulide, *Tipula* (*Savtshenkia*) *benesignata* Mnnhs. — Dokl. Akad. Nauk URSR 9: 1258—1261 (ukrainisch).

———, 1964. Tipulidae, Subfamilie Tipulinae, Gattung *Tipula* L. (2). In: Fauna SSSR, Diptera 2: 1—502 (russisch). — Akad. Nauk SSSR, Moskau-Leningrad.

———, 1964a. Ökologie der praeimaginale Stadien von *Tipula* (*Savtshenkia*) *odontostyla* Sav. (Diptera, Tipulidae). — Dokl. Akad. Nauk URSR 1: 124—127 (ukrainisch).

Schiner, J., 1864. Fauna Austriaca. Die Fliegen (Diptera) 2: 1—658.

Schummel, T., 1833. Versuch einer genauen Beschreibung der in Schlesien einheimischen Arten der Gattung *Tipula* Meigen, Bachmücke (Beiträge zur Entomologie 3): 1—128. — Breslau.

Sinitzyn, W., 1962. Die Palaeogeographie von Asien: 1—267. — Akad. Nauk SSSR, Moskau-Leningrad.

Skuse, F., 1890. Diptera of Australia 8. The Tipulidae longipalpi. — Proc. Linn. Soc. N.S. Wales (2) 5: 53—139.

Slipka, J., 1950. Stavba facetovych oci u imag rodu *Tipula* L. — Casopis Cesk. Spolec. entom. 47: 96—109.

———, 1950b. Redukavane ocelly u imag celedi Tipulidae. — Biol. listy, Suppl. 2: 67—74.

———, 1952. Vzdusnicova soustava larev Dipter. — Nematocer s hlediska vyvojoveho. — Casopis Cesk. Spolec. entom. 49: 6—15.

———, 1959. *Symplectomorpha stictica* Meig. (Diptera-Nematocera) als fakultativer Halobiont. — Izv. zool. Inst. Sofia 8: 105—108.

Statz, G., 1943/44. Neue Dipteren (Nematocera) aus dem Oberoligocän von Rott. — Palaeontographica (A.A.) 95: 101—107.

Stitz, H., 1926. Mecoptera. In: Biologie der Tiere Deutschlands 21: 1—35. — Berlin.

Swezy, O., 1915. A leaf-mining crane-fly in Hawaii. — Proc. Hawai Entom. Soc. 3: 93—97.
Theobald, N., 1937. Les insects fossiles des terrains oligocènes de France: 1—473. — Nancy.
Theowald, B., 1957. Die Entwicklungsstadien der Tipuliden (Diptera, Nematocera), insbesondere der westpalaearktischen Arten. — Tijdschr. Entom. 100: 195—308.
———, 1957a. De Nederlandse Langpootmuggen (Tipulidae). — Wetenschap. Med. Kon. Ned. Natuurhist. Ver. 24: 1—28.
Tillyard, R., 1918. The Panorpoid complex 1. — Proc. Linn. Socc. N.S. Wales 43: 265—319.
———, 1929. Permian Diptera from Warner's Bay N.S.W. — Nature 123: 778—779.
———, 1937. The ancestors of the Diptera. — Nature 139: 66—67.
Tjeder, B., 1948. The Swedish *Prionocera*. — Opusc. Entom. 13: 75.
Tokunaga, M., 1940. Revision of marine crane-flies (Tipulidae) with descriptions of some species. — Kontyu 14: 133—148.
Westwood, J., 1876. Notae Dipterologicae. — Trans. Entom. soc. London 2: 501—506.
White, M., 1949. Cytological evidence on the phylogeny and classification of the Diptera. — Evolution 3: 252—261.
Wiedemann, C., 1828. Außereuropäische zweiflügelige Insekten. Als Fortsetzung des Meigenschen Werkes 1: 1—608. — Hamburg.
Wu, C., 1940. Catalogus Insectorum Sinensium 5(1)(1939): 1—524.— Peiping.
Wulf, E., 1944. Historische Geographie der Pflanzen. Geschichte der Flora der Erde: 1—545. — Akad. Nauk SSSR, Moskau-Leningrad.
Zacwillichowski, J., 1933. Über die Innervierung und die Sinnesorgane der Flügel von Schnabelfliegen (Panorpa). — Bull. Acad. Polon. Sci. Cl. 1 (B) 2(1—5): 109—124.
———, 1934. Über die Innervierung und die Sinnesorgane des Flügels der Schnake *Tipula paludosa* Meig. — Bull. Acad. Polon. Sci. Cl. 1(B) 2(8—10): 375—383.
Zetterstedt, J., 1842. Diptera Scandinaviae. Disposita et descripta 1: 1—410. — Lundae.